



# Estudio palinológico del Oligoceno-Mioceno Inferior de la Cuenca de As Pontes (Galicia, España)

Manuel Casas Gallego

Tesis Doctoral

2017

Universidad Autónoma de Madrid

Facultad de Ciencias

Departamento de Ecología

ESTUDIO PALINOLÓGICO DEL OLIGOCENO-  
MIOCENO INFERIOR DE LA CUENCA DE AS  
PONTES (GALICIA, ESPAÑA)

Manuel Casas Gallego  
Memoria de Tesis Doctoral  
2017

Universidad Autónoma de Madrid  
Facultad de Ciencias  
Departamento de Ecología



Esta Memoria ha sido realizada por Manuel Casas Gallego bajo la dirección del Dr. Eduardo Barrón López, Investigador Titular de OPIS del Instituto Geológico y Minero de España para optar al título de Doctor en Ciencias por la Universidad Autónoma de Madrid.

Madrid, Junio de 2017



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA

A mi madre



# Índice

<b>Índice .....</b>	<b>I</b>
<b>Agradecimientos .....</b>	<b>V</b>
<b>Resumen .....</b>	<b>VII</b>
<b>1. Introducción .....</b>	<b>1</b>
1.2 Antecedentes.....	3
<b>2. Contexto geográfico y marco geológico.....</b>	<b>7</b>
2.1 Situación geográfica .....	7
2.2 Contexto paleogeográfico.....	10
2.3 Contexto geológico.....	11
2.3.1 Evolución estructural de la cuenca.....	14
2.3.2 Marco estratigráfico .....	16
2.3.3 Ambientes de sedimentación.....	20
2.3.4 Contexto cronológico .....	22
2.4 Descripción de la sucesión .....	25
<b>3. Metodología y técnicas de trabajo.....</b>	<b>31</b>
3.1 Trabajos de gabinete.....	31
3.2 Trabajos de campo.....	32
3.3 Trabajos de laboratorio.....	34
3.3.1 Tratamientos químicos .....	36
3.3.2 Tratamientos mecánicos .....	43
3.3.3 Montaje de las preparaciones .....	44
3.4 Microscopía .....	44
3.5 Identificación y recuento palinológico .....	46
3.6 Estudios cuantitativos .....	51
3.7 Análisis estadísticos.....	53
3.7.1 Estudio de la diversidad .....	53
3.7.2 Análisis de correlación .....	54
3.7.3 Análisis factorial multivariante .....	55
3.8 Reconstrucción cuantitativa de parámetros paleoclimáticos (Coexistence Approach).....	56
<b>4. Características generales de los palinomorfos estudiados .....</b>	<b>61</b>
4.1 Grupos identificados.....	61
4.2 Características específicas de las miosporas .....	68
4.3 Términos empleados para la descripción de los palinomorfos.....	72
<b>5. Sistemática.....</b>	<b>77</b>

Acritarcha.....	77
Fungi .....	77
Algae .....	80
Charophyta .....	80
Chlorophyta .....	83
Embryophyta (Plantas terrestres).....	86
Antocerotophyta .....	86
Bryophyta .....	88
Lycophyta .....	93
Monilophyta (Polypodiophyta) .....	101
Gymnospermae.....	127
Cycadophyta/Ginkgophyta.....	127
Gnetophyta .....	128
Pinophyta .....	130
Angiospermae (Magnoliophyta).....	140
Angiospermas basales .....	140
Magnólidas.....	144
Monocotas (Monocotiledóneas).....	146
Commelinidas .....	149
Eudicotas (Eudicotiledóneas).....	162
Eudicotiledóneas basales .....	162
Rósidas.....	167
Rósidas basales.....	167
Málvidas .....	171
Fábidas .....	187
Astéridas .....	231
Astéridas basales .....	231
Lámidas .....	248
Campanúlidas .....	255
Otras eudicotiledóneas.....	284
Incertae Sedis .....	296
<b>6. Resultados.....</b>	<b>297</b>
6.1 Contenido palinológico y diversidad.....	297
6.2 Distribución y abundancia.....	309
6.3 El Rupeliense.....	322
6.4 El Chattiense.....	324
6.5 El Aquitaniense .....	328
6.6 Análisis multivariante.....	330
6.7 Análisis paleoclimático .....	334
<b>7. Consideraciones tafonómicas.....</b>	<b>341</b>
7.1 Aspectos bioestratinómicos .....	342
7.1.1 Producción.....	342



7.1.2 Transporte.....	344
7.1.3 Enterramiento y preservación.....	353
7.1.4 Ambiente sedimentario.....	356
7.2 Aspectos fosildiagenéticos .....	361
7.2.1 Reelaboración.....	364
<b>8. Paleovegetación y paleoambientes de la Cuenca de As Pontes.....</b>	<b>367</b>
8.1 Aspectos generales .....	367
8.2 Tipos de vegetación .....	368
8.3 Dinámica de la vegetación.....	382
8.3.1 Respuesta de la vegetación azonal a los cambios del nivel del agua .....	382
8.3.2 Evolución de la vegetación zonal .....	389
8.4 Factores responsables de la dinámica de la vegetación .....	392
8.4.1 Control climático .....	392
8.4.1.1 Control del clima sobre la vegetación azonal.....	392
8.4.1.2 Control del clima sobre la vegetación zonal .....	396
8.4.2 Control tectónico .....	399
<b>9. Reconstrucción paleoclimática .....</b>	<b>401</b>
9.1 Comparación con el clima actual.....	401
9.2 Dinámica climática .....	403
9.3 Identificación de análogos climáticos actuales.....	407
9.4 El paleoclima de As Pontes en el contexto europeo .....	415
<b>10. Bioestratigrafía.....</b>	<b>419</b>
10.1 Introducción.....	419
10.2 Palinoestratigrafía de la cuenca As Pontes .....	420
<b>11. Paleobiogeografía.....</b>	<b>429</b>
11.1 Introducción.....	429
11.2 Floras del Rupeliense europeo.....	432
11.3 Asociaciones del Chattense de Europa.....	435
11.4 El Aquitaniense.....	436
11.5 El Oligoceno en Asia y Norteamérica .....	437
<b>12. Conclusiones .....</b>	<b>439</b>
<b>Bibliografía.....</b>	<b>449</b>
<b>Láminas .....</b>	<b>479</b>
<b>Apéndice 1 .....</b>	<b>545</b>
<b>Apéndice 2 .....</b>	<b>547</b>
<b>Glosario de especies.....</b>	<b>553</b>

## Agradecimientos

Quisiera mostrar mi gratitud a algunas personas que me han ayudado o han contribuido de alguna forma a que este trabajo se materialice.

En primer lugar, al director de esta Memoria, el Dr. Eduardo Barrón, que me ha ayudado científica y anímicamente de manera constante. Gracias por su amistad, por el tiempo y esfuerzo dedicados, por los sabios consejos a la hora de dirigir este trabajo y por haberme dado la oportunidad de seguir aprendiendo y dedicándome a lo que me gusta desde hace más de una década.

Quiero tener un recordatorio especial para Dominique Jolly, fallecido en 2007, con el que tuve la suerte de comenzar a trabajar en Palinología, y quien me infundió confianza en mí mismo.

A Daniel Peyrot, actualmente en la Universidad de Western Australia, por su colaboración, ayuda de diferentes tipos y por las productivas discusiones palinológicas.

Ángela Delgado Buscalioni, Arturo Morales y Consuelo Prado, de la Universidad Autónoma de Madrid, contribuyeron con un pequeño grano de arena a que pudiera acceder al Máster de Paleontología de la Universidad de Montpellier. Una vez allí, Patrick Schevin, Jacqueline Ferrier, Denis-Didier Rousseau y Ariane Boyer fueron personas cercanas que me asistieron durante mi estancia en el equipo de Palinología y Paleoambientes, en el que compartí muchas horas de microscopio con mis buenos compañeros palinólogos Judicaël Lebamba, Aurélie Genries, Adèle Kuentz, Eudes Thouand y Lara Hajar.

Rachid Cheddadi me abrió de nuevo las puertas del equipo de Montpellier durante 2012 para consultar la palinoteca y la biblioteca de su departamento.

A Graciela Gil Romera, del Instituto Pirenaico de Ecología, por sus ánimos cuando aún ni siquiera sabía si podría empezar a hacer esta Tesis Doctoral en el momento en que ella estaba acabando la suya.

Al laboratorio Alicontrol S.A., en el cual llevé a cabo todos los tratamientos palinológicos de las muestras de este trabajo, además de aprender trabajando con materiales de diferentes edades. En particular, a Yolanda Parra, que siempre aportó ideas útiles para conseguir mejorar las técnicas de laboratorio, además de ser una gran compañera. A Jorge Morín de Pablos, de la empresa Audema S.A., por su entusiasmo y capacidad de trabajo.



Lourdes López Merino, de la Universidad de Brunel, y José Antonio López Sáez, del Centro de Ciencias Humanas y Sociales, me ayudaron durante la etapa en la que trabajé en Alicontrol S.A.

Blanca Ruiz Zapata y María José Gil García, de la Universidad de Alcalá de Henares, compartieron conmigo sus conocimientos del programa Tilia y de tratamientos palinológicos.

Angela Bruch, del Instituto de Investigación Senckenberg, me acogió durante una semana en Frankfurt y me enseñó el funcionamiento del método *Coexistence Approach*, además de aportarme ideas interesantes.

Alberto Sáez, Luis Cabrera y Luis Valero, de la Universidad de Barcelona proporcionaron importante información relativa a la estratigrafía y los ambientes de sedimentación de la cuenca.

Del Instituto Geológico y Minero de España me gustaría agradecer a Enrique Peñalver, por la ayuda en el trabajo de campo y por su agradable compañía y conversación en cada visita al Museo Geominero, y a Isabel Rábano.

A José María Postigo, por su colaboración en la recogida de muestras en la mina y en otros trabajos paralelos a esta Tesis.

A Fátima Franco, tutora de esta Memoria, por la revisión del texto, sus ánimos, su simpatía y disponibilidad para cualquier consulta.

Querría también agradecer a mis actuales compañeros micropaleontólogos Irene Pérez Rodríguez, Roque Cameselle Capón, Brian Pedder, Sebastian Hötzel, Vibor Novak, Michal Jamrich y al resto de compañeros del departamento de Bioestratigrafía de Robertson Ltd.

A mis amigos, en especial a Rodrigo, Fátima, Pablo, Eli, Ricardo y Cristina, por su compañía cuando las circunstancias lo han permitido y por su soporte moral.

A Oxana, por la fuerza con la que me ha ayudado, y por un montón de cosas más. A mi hermana Ana y a mis padres Antonio e Isabel, que me han enseñado mucho y apoyado en todas mis decisiones. También a Poppy, por acompañarme mientras escribía las páginas que siguen.

## Resumen

Dada la escasez de información acerca de la evolución paleoflorística y paleoclimática durante el Oligoceno en la Península Ibérica, se ha abordado el estudio palinológico de la cuenca de origen tectónico de As Pontes (A Coruña). Para llevarlo a cabo se analizaron 107 muestras que cubren la totalidad de la serie estratigráfica, de cerca de 300 m de potencia. Esta sucesión abarca el intervalo Rupeliense-Aquitaniense.

El estudio realizado nos ha permitido identificar y describir 343 taxones de palinomorfos, así como inferir su afiliación botánica. Las asociaciones, que presentan un excelente estado de conservación, fosilizaron en un medio lacustre/palustre y contienen elevados porcentajes de palinomorfos de origen local. Estas reflejan la existencia de bosques dominados por taxones perennifolios de hoja ancha.

Asimismo, se ha realizado un estudio cuantitativo de las asociaciones, aplicándose estadística multivariante. Como resultado, se han diferenciado las comunidades vegetales que se desarrollaron en la zona, las cuales experimentaron dinámicas muy diferentes. Por un lado, las azonales, que se desarrollaron en las inmediaciones del lago, estuvieron controladas por los ciclos de excentricidad de la órbita terrestre. Estos provocaron reiteradas transgresiones y somerizaciones que determinaron una sucesión ecológica que se repitió a lo largo de 7,5 Ma, viéndose alterada durante el Chattiense superior a consecuencia de la actividad tectónica en la cuenca.

Por otra parte, las zonales mostraron cambios que reflejan los efectos de las glaciaciones oligocenas reconocidas en los registros isotópicos marinos. Estos pulsos climáticos tuvieron como resultado el declive de los taxones de carácter más termófilo (paleotropicales), al mismo tiempo que favorecieron una mayor diversidad y abundancia de elementos mesófilos (arctoterciarios). De esta forma, se ha registrado la primera aparición de algunas especies arctoterciarias en el noroeste de la Península Ibérica y, gracias al preciso control cronológico de la cuenca, se ha podido establecer el momento en el que se integraron en las comunidades de la zona. Asimismo, el reconocimiento de los eventos glaciares oligocenos ha permitido proponer una zonación palinológica e identificar especies potencialmente útiles desde un punto de vista estratigráfico.

Adicionalmente, mediante el uso del *Coexistence Approach*, se ha reconstruido el paleoclima en la zona, el cual fue claramente más cálido que el actual, pudiéndose clasificar



como intermedio entre el tropical con inviernos secos y el tropical monzónico. Los valores calculados indican una tendencia descendente de las temperaturas desde el Rupeliense (~29 Ma) hasta el final del Chattiense (~24,9 Ma). En la parte superior del Chattiense (24,9-23,03 Ma) se ha inferido un aumento de temperaturas que ha sido previamente documentado en otras regiones del mundo.

Las asociaciones estudiadas presentan características comunes con otras floras oligocenas europeas, aunque tienen una menor representación de elementos arctoterciarios que las situadas en el centro y norte del subcontinente, y de taxones xerófitos que las del sur y este del mismo

# 1. Introducción

El conocimiento de la vegetación y el clima que existieron durante el Cenozoico resulta crucial para entender el origen, la distribución, la composición y los requerimientos ecológicos de las floras actuales. En el conjunto de esta era, el Oligoceno destaca como un tiempo de intensa actividad tectónica e importantes cambios climáticos globales que afectaron de manera drástica a las comunidades vegetales (Mosbrugger *et al.*, 2005). En particular, fue una de las épocas en las que la orogenia alpina produjo grandes cambios paleogeográficos en Europa, siendo el más destacable el progresivo aislamiento del mar del Tethys (Rögl, 1999; Meulenkamp & Sissingh, 2003). Desde el punto de vista climático, la glaciación del límite Eoceno-Oligoceno (*Oi1*) supuso la transición de un período cálido con una elevada concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico (*greenhouse*), a uno más frío caracterizado por el desarrollo permanente del casquete polar antártico (*icehouse*) (Zachos *et al.*, 2001; Liu *et al.*, 2009; Pearson *et al.*, 2009). Este evento provocó una de las mayores perturbaciones de las biotas terciarias (Collinson, 1992; Wolfe, 1992; Knobloch *et al.*, 1993; Ivany *et al.*, 2000; Mosbrugger *et al.*, 2005). Asimismo, en el Oligoceno se han reconocido ocho glaciaciones más a partir del registro isotópico marino (Gradstein *et al.*, 2012), incluyendo la que se produjo en el tránsito Oligoceno-Mioceno. En el Hemisferio Norte, la principal repercusión fue la migración gradual de taxones arctoterciarios hacia el sur, que fueron reemplazando progresivamente a los paleotropicales que se encontraban instalados en las zonas de menor latitud (Mai, 1991; Bozukov *et al.*, 2009; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010b).

El potencial minero de La Cuenca de As Pontes se conoce desde el siglo XVIII, del cual datan las primeras referencias sobre su alto contenido en carbón. Sin embargo, fue en los años 20 de la pasada centuria cuando comenzaron los estudios geológicos, realizándose 74 sondeos de hasta 50 m de profundidad, que permitieron elaborar los primeros perfiles de la cuenca. Sus lignitos comenzaron a explotarse en la década de los 40, llegando a ser la mina a cielo abierto más grande de España, y continuó hasta 2007, año en el que se detuvo la actividad minera (Aréchaga *et al.*, 2011). A partir de entonces, ENDESA S.A., empresa propietaria de la explotación, se encargó de la restauración de la zona. Una de las actuaciones más polémicas en la región fue la inundación de la mina y la creación de un lago artificial. Ante la inminente anegación de esta y el escaso conocimiento que se tenía del contenido fosilífero de sus sedimentos, los miembros de la Consejería de Medio Ambiente de la Junta

de Galicia transmitieron al Instituto Geológico y Minero de España su preocupación por la pérdida irreparable de estos. Por esta razón, se realizaron dos campañas de campo de urgencia en las que participaron los Dres. Eduardo Barrón, Enrique Peñalver y José María Postigo. En ellas se recogieron 107 muestras para su estudio paleopalinológico, que han sido las estudiadas en esta Tesis Doctoral.

La Paleopalinología es una potente herramienta que nos permite acercarnos al conocimiento de los cambios ambientales y a la manera en que estos afectaron a la vegetación. Se trata de una disciplina de la Paleontología que se ocupa del estudio de los microfósiles orgánicos resistentes a ácidos, entre los que se incluyen miosporas, esporas de algas y hongos, quistes de dinoflagelados, *lining* de foraminíferos, quitinozoos, escolecodontos y acritarcos, denominados en conjunto palinomorfos (Traverse, 2007). Estos suelen presentar un registro más continuo que el de los macrofósiles y, además, se encuentran de manera abundante en las rocas sedimentarias, lo que permite su extracción, obtención en gran número y estudio desde los puntos de vista cualitativo y cuantitativo. El análisis de la distribución estratigráfica de los palinomorfos y de los cambios en sus abundancias relativas permite realizar hipótesis acerca de la evolución de la paleovegetación y el paleoambiente en el que fueron conservados, teniendo en cuenta que el clima es, junto a las características edáficas y el relieve, uno de los principales factores abióticos que controla la distribución geográfica de las especies vegetales (Siegmar-Walter, 2002; Blanco Castro *et al.*, 2005).

En la Península Ibérica, las Tesis Doctorales centradas en la Paleopalinología de materiales terciarios se han ocupado mayoritariamente del Neógeno (Médus, 1965b; Suc, 1980; Pais, 1981; Valle Hernández, 1983; Bessedik, 1985; Rivas Carballo, 1985; Barrón, 1996; Jiménez Moreno, 2005; Vieira, 2009), debido a la gran extensión que ocupan las cuencas de esta edad. En cambio, el estudio del Paleógeno aún se encuentra en un estadio inicial, habiéndose realizado un número muy reducido de investigaciones al respecto (Álvarez Ramis & Ramos Guerrero, 1986; Cavagnetto & Anadón, 1996; Sanz de Siria, 1996; Solé de Porta *et al.*, 2007).

La localización paleogeográfica de la Cuenca de As Pontes, la extraordinaria diversidad y preservación de las asociaciones palinológicas que contiene, así como la precisa datación magnetocronológica de sus materiales, hacen de ella una excepcional fuente de información sobre el Oligoceno y su transición al Mioceno Inferior. Así pues, el principal

objetivo de esta Tesis Doctoral es el estudio palinológico de los materiales de la Cuenca de As Pontes con el fin de desarrollar los siguientes aspectos:

- Sistemática: Realizar un estudio taxonómico de la palinoflora preservada en los materiales de la sucesión y establecer la afinidad botánica de los taxones identificados.
- Tafonomía: Investigar las influencias y/o sesgos tafonómicos sobre las asociaciones esporopolínicas con el fin de obtener conclusiones acerca del modo en el que fueron producidas.
- Paleoecología: Reconstruir la dinámica de la vegetación durante el intervalo de tiempo estudiado y establecer las causas ambientales de la misma.
- Paleoclimatología: Llevar a cabo una estimación cuantitativa de los principales parámetros paleoclimáticos de la zona y situar los resultados en el contexto de las tendencias globales reconocidas en otros estudios.
- Bioestratigrafía: Describir la distribución estratigráfica de las especies, identificar taxones potencialmente útiles desde el punto de vista bioestratigráfico y establecer una zonación palinológica de la cuenca.
- Paleobiogeografía: Comparar las asociaciones palinológicas con otras de la misma edad de diferentes localidades de España, Eurasia y Norteamérica para tratar de reconocer posibles patrones paleobiogeográficos.

## 1.2 Antecedentes

Los primeros estudios paleobotánicos de la Cuenca de As Pontes fueron de índole palinológica (Médus & Nonn, 1963; Nonn & Médus, 1963; Médus, 1965a; Médus, 1965b). El más importante de ellos, y uno de los primeros estudios de materiales terciarios en España, fue el de Médus (1965b). Este autor analizó 32 muestras procedentes de la mitad superior de la cuenca (secuencias C a ε), que erróneamente atribuyó al Mioceno Superior, e identificó 90 taxones que agrupó según sus preferencias ecológicas en tres grupos representativos de diferentes comunidades vegetales: i) palustres, acuáticas y subacuáticas, en los que incluyó *Nymphaeaceae*, *Sparganiaceae* y *Typhaceae*; ii) inmediaciones de un medio lacustre, constituidas por *Cyrillaceae*, *Taxodiaceae* y *Nyssa*; iii) comunidades alejadas del medio acuático, compuestas por *Abietaceae*, *Sapotaceae*, *Engelhardia*, *Carpinus* y *Corylus*. Asimismo, abordó una interpretación de la dinámica de la vegetación, concluyendo que se

producía una disminución de elementos termófilos hacia el techo de la sucesión, junto a un aumento de Sparganiaceae-Typhaceae, lo cual consideró indicativo de una apertura del medio asociada a un descenso general de temperatura y de precipitación.

El principal elemento en común de la interpretación de Médus (1965b) con la que se va a exponer en esta Memoria es el reconocimiento del declive de taxones termófilos relacionado con una tendencia descendente de las temperaturas. Sin embargo, a pesar de la importancia de este estudio pionero, la identificación de los taxones a nivel genérico o de familia y el uso de la nomenclatura neobotánica impidieron una caracterización completa de las asociaciones palinológicas. Asimismo, la interpretación de la dinámica de la vegetación se vio limitada por la escasa resolución que ofrecía el muestreo realizado, que no pudo profundizar en los niveles basales de la serie estratigráfica, ya que la explotación minera aún no los había alcanzado (Barrón & Santos, 1998), y por el desconocimiento de la sedimentología, magnetoestratigrafía y evolución estructural de la cuenca. Estos aspectos se estudiaron varias décadas más tarde (Sáez & Cabrera, 1994; Cabrera *et al.*, 1995; Huerta, 1996a; Huerta *et al.*, 1997; Sáez & Cabrera, 2002; Sáez *et al.*, 2003; Santanach *et al.*, 2005).

Posteriormente, Menéndez Amor (1975) efectuó un muestreo reducido del paquete de lignitos A y documentó la presencia de *Tricolporopollenites cingulum pusillus*, *T. cingulum oviformis*, *T. cingulum fuscus*, *T. pseudocingulum*, *Pityosporites microalatus*, *Pollenites plicatus* y *Tricolpopollenites brühlensis*. Esta autora no especificó las abundancias relativas de estas especies ni llevó a cabo una interpretación ambiental de las mismas. Por otra parte, indicó la presencia de mesofósiles de *Brasenia purpurea*, *Euryale cf. lissa*, *Nymphaea* sp., *Potamogeton crispus*, *Magnolia robus*, *Eriophorum vaginatum*, *Polygonum cf. anfibium*, *Scirpus* sp. y *Epilobium* sp. Estos taxones, en su mayoría correspondientes a plantas acuáticas, fueron interpretados como característicos de etapas interglaciares del Pleistoceno.

Más adelante, Baltuille *et al.* (1992) también estudiaron palinológicamente cuatro muestras de la cuenca, de posición estratigráfica incierta, para tratar de correlacionarlas con las biozonas palinológicas reconocidas en Turquía. Los principales taxones que identificaron fueron Polypodiaceae, *Pinus* de tipo *haploxylon*, *Quercoidites microhenrici*, *Myricipites bituitus/rurensis*, *Ostryoipollenites rhenanus*, *Cyrillaceaepollenites exactus* y *Emmapollis emmaensis*. La mayor parte de ellos aparecen también en el Oligoceno Superior y Mioceno Inferior de Turquía y el Mar Egeo (Benda, 1971). En el análisis de estos autores es destacable, asimismo, el elevado porcentaje de palinomorfos indeterminados (28%),



probablemente debido a que no les resultaron útiles a la hora de correlacionar con las microfloras del Mediterráneo oriental mencionadas.

Un estudio palinológico de una única muestra del paquete de lignitos H fue realizado por Cabrera *et al.* (1994). En este se identificaron 20 taxones, entre los que se incluyen distintas esporas de pteridófitos (*Leiotriletes maxoides*, *Toroisporis* sp., *Baculatisporites nanus*, *Echinatisporis* cf. *cycloides*), además de *Inaperturopollenites concedipites*, *Emmapollis pseudoemmaensis*, *Triatriopollenites rurensis*, *Tricolporopollenites liblarensis*, *T. quisqualis*, *T. cingulum fusus*, *Sparganiaceapollenites* sp., *Cyperaceapollis* sp. y *Ovoidites* sp. Los autores citados interpretaron la presencia de estos taxones como indicativa de ambientes acuáticos desarrollados bajo condiciones cálidas y húmedas de tipo subtropical.

Más recientemente, Cavagnetto (2002) llevó a cabo un estudio palinológico de 23 muestras, también de la unidad de lignitos H. Debido a que todas ellas procedían de una misma secuencia no realizó ninguna interpretación de la dinámica de la vegetación ni sobre la paleoecología de la cuenca. Sin embargo, este estudio es muy interesante desde un punto de vista taxonómico, ya que esta autora identificó 527 taxones. Sin embargo, como veremos más adelante, la afinidad botánica atribuida a algunos de ellos no se encuentra debidamente fundamentada y ha de tomarse con cautela. Este es el caso de *Tecomaria* y *Spathodea* (Bignoniaceae), *Adonis*, *Aquilegia*, *Anemone*, *Helleborus* y *Ranunculus* (Ranunculaceae), *Antidesma*, *Claoxylon*, *Homalanthus*, *Macaranga*, *Mallotus* y *Phyllanthus* (Euphorbiaceae), *Ochna* (Ochnaceae), *Nandina* (Berberidaceae), *Aralia*, *Gilbertia*, *Heteropanax*, *Panax*, *Polyscias*, *Schefflera*, *Scheffleropsis* y *Tupidanthus* (Araliaceae), *Mangifera* y *Spondias* (Anacardiaceae), *Arcangelisia*, *Cocculus*, *Tiliacora* y *Tinomiscium* (Menispermaceae), etc. Además, la presencia de otros géneros mencionados por Cavagnetto (2002), como *Populus*, es poco probable teniendo en cuenta la fragilidad de su polen y el hecho de que el paquete de lignito H se encuentra en la parte inferior de la sucesión, en la que la mayor parte de los elementos arctoterciarios se encuentran ausentes.

En cuanto a los macrorrestos vegetales identificados en As Pontes, estos se recogieron durante muestreos destinados a la búsqueda de fósiles de vertebrados. Un número indeterminado de ellos se conserva en la Sección de Geología de ENDESA. Sin embargo, nunca se ha llevado a cabo una campaña de campo centrada en estos, por lo que las

colecciones que existen están integradas por muy pocos ejemplares y, por lo tanto, la información que se puede inferir a partir de ellos es muy limitada.

Concretamente, en la unidad de arcillas  $\delta$ - $\epsilon$  se identificó una asociación en la que se incluyen el helecho *Goniopteris styriaca* y las angiospermas *Daphnogene bilinica*, *Laurophyllum* sp., *Myrica lignitum*, *Salix angusta*, *Dryophyllum* sp. y *Rhus* sp., así como algunos restos de coníferas de la familia Pinaceae (López-Martínez *et al.*, 1993). También se tiene constancia, en el nivel de lignitos H, de la presencia de una semilla de *Stratiotes neglectus* (Hydrocharitaceae) y de otros restos carpológicos que se atribuyen a la familia Nymphaeaceae (Cabrera *et al.*, 1994).

Los restos de fauna también son abundantes en la cuenca y fueron objeto de diferentes estudios (Aréchaga *et al.*, 2011). López-Martínez *et al.* (1993) realizaron muestreos en los años 1988-1990, con el objetivo de obtener fósiles de micromamíferos. Como resultado, documentaron la presencia en el paquete de arcillas H-I de dientes del roedor *Issiodoromys minor*, indicador de la biozona de mamíferos MP24, que corresponde al Rupeliense (Gradstein *et al.*, 2012). También identificaron fragmentos óseos de hipopótamos de la familia Anthracotheriidae, dientes y huesos de peces del orden Perciformes y de la familia Cyprinidae, y conchas de moluscos de los géneros *Hydrobia*, *Planorbis*, *Lymnaea* y *Macra*. Adicionalmente, en la unidad de lignitos H, Cabrera *et al.* (1994) describieron huesos del cocodrilo *Diplocynodon*, identificado en otras localidades españolas y europeas.

## **2. Contexto geográfico y marco geológico**

### **2.1 Situación geográfica**

La Cuenca de As Pontes se localiza en el extremo noroccidental de la Península Ibérica, en el término municipal de As Pontes de García Rodríguez, que se encuentra en la provincia de A Coruña y es limítrofe con la de Lugo. Sus coordenadas geográficas son 43,47° N, 7,90° O. Actualmente, se encuentra a una distancia de la línea de costa de entre 20 y 25 km, tanto hacia el norte como hacia el oeste, donde se encuentra el límite occidental del Mar Cantábrico, en el Océano Atlántico (Fig. 2.1). La zona es fácilmente accesible a pie desde la población de As Pontes de García Rodríguez, que está ubicada en la parte suroriental de la cuenca. La autopista AG-64 transcurre por su límite oeste y conduce a O Ferrol tras recorrer 40 km y, en sentido opuesto, a Villalba después de 26 km.

Tiene una forma alargada de 7 km de longitud y entre 1,5 y 2,5 km de anchura. Consta de dos subcuencas o cubetas (occidental y oriental) y tiene una superficie total de alrededor de 12 km<sup>2</sup> (Figs. 2.2 y 2.6).

El relieve de la región está caracterizado por sierras bajas de pendientes suaves, con alturas de entre 400 y 800 m, como la sierra de O Forgoselo (al oeste), la sierra de A Faladoira (al norte) y la parte occidental de la sierra de O Xistral (al este), en la que se localiza el Monte Caxado, la cumbre más alta de la zona con 756 m de altitud. Estos relieves forman parte de la prolongación occidental de la Cadena Cantabro-Pirenaica y contrastan con la comarca de Terra Cha, una zona relativamente llana hacia el sur de la sierra de O Xistral (Heredia *et al.*, 2004). Entre las montañas más cercanas a la Cuenca de As Pontes discurren multitud de arroyos como el Rego do Barreiro, da Carreira, Almigonde, Meidelo dos Cales, do Chao, etc. El cauce más destacable de la zona es el del Río Eume, que atraviesa As Pontes de García Rodríguez y desemboca en la Ría de Ares.

El clima es oceánico, aunque existe una ligera influencia mediterránea que se refleja en un descenso de las precipitaciones en los meses de junio, julio y agosto, sin llegar a causar una acusada sequía estival. La precipitación media anual es muy variable de un año a otro y oscila entre los 1.200 y los 2.400 mm.

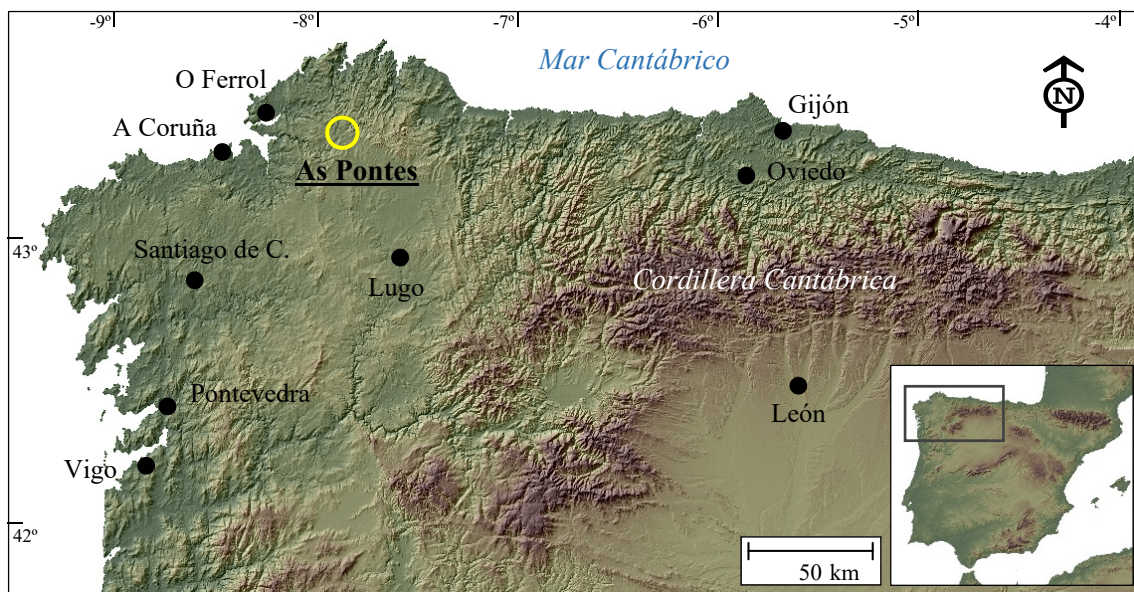


Figura 2.1: Situación geográfica de la Cuenca de As Pontes en el contexto del noroeste peninsular.

As Pontes se encuentra en el piso bioclimático colino de la región Eurosiberiana. La vegetación de la zona se encuentra lejos de ser natural, especialmente en los terrenos inmediatamente circundantes a la antigua mina, donde los procesos de restauración del área y las restricciones edáficas condicionan el desarrollo de la vegetación. La mayoría de especies arbóreas que se pueden encontrar alrededor de la mina han sido plantadas con criterios de repoblación forestal. Se emplearon las especies *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Pinus radiata*, *Pseudotsuga menziesii*, *Castanea sativa*, *Quercus rubra*, *Eucalyptus globulus* y *Acacia melanoxylon*. Un número menor de especies autóctonas han colonizado espontáneamente la zona, entre ellas *Salix atrocinerea*, *Quercus robur*, *Frangula alnus*, *Fraxinus excelsior* y *Sambucus nigra* (Bárcena *et al.*, 2007).

A nivel regional, en las cumbres de las montañas que rodean la depresión de As Pontes, en muchas de las cuales se han instalado parques eólicos, la vegetación es pobre. El sustrato rocoso, principalmente granítico, y los fuertes vientos no permiten un adecuado desarrollo de la vegetación leñosa. Las gramíneas, leguminosas y compuestas son las familias más representadas en estas partes altas de las montañas y el biotipo más frecuente es el hemicriptofítico. Esto contrasta con la vegetación en los valles fértiles, en los que se desarrollan bosques de planocaducifolios. El más destacado, sin duda, es el del Parque Natural das Fragas do Eume. Las riberas del Eume albergan uno de los mejores ejemplos de bosque atlántico termófilo del continente europeo. Estos bosques mixtos constituyen la formación clímax por excelencia en zonas carentes de sequía estival (Blanco Castro *et al.*,

2005). Entre las especies arbóreas aparecen *Quercus robur*, *Q. ilex*, *Betula pubescens*, *Ilex aquifolium*, *Castanea sativa*, *Corylus avellana*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *Alnus glutinosa*, *Acer pseudoplatanus*, *Laurus nobilis*, *Arbutus unedo*, etc. El sotobosque está compuesto por vegetación umbrófila en la que se incluyen unas 20 especies de helechos, siendo los más comunes *Blechnum spicant* y *Dryopteris affinis*.



Figura 2.2: Vista aérea de la Cuenca de As Pontes en 2010 (fotografía de Soledad Souto, [www.lagodeaspontes.com](http://www.lagodeaspontes.com)).

El relleno sedimentario de la Cuenca de As Pontes fue intensamente explotado para la extracción de lignito y, secundariamente, azufre desde la década de los 40 hasta el 31 de diciembre de 2007, momento en que la explotación minera cesó y la mina fue cerrada definitivamente. A lo largo de más de 60 años de actividad se extrajeron 270 millones de toneladas de lignito, que fundamentalmente se emplearon para alimentar la central térmica de As Pontes de García Rodríguez, convirtiéndose en la mina a cielo abierto más grande de la Península Ibérica (Aréchaga *et al.*, 2011). El cierre de la explotación se produjo para dar cumplimiento al Real Decreto 430/2004, de 12 de marzo, por el que se establecieron nuevas normas sobre limitación de emisiones a la atmósfera de agentes contaminantes procedentes

de grandes instalaciones de combustión. Los nuevos límites, más restrictivos que los anteriores, se cumplieron dejando de consumir lignito local para quemar únicamente carbón sub-bituminoso de importación. Una vez cerrada la mina, ENDESA S.A. acometió la restauración de toda la zona que ocupaba la explotación. Estas labores incluyeron inundar la mina con 547 hm<sup>3</sup> de agua para crear un lago artificial (Fig. 2.2). Para ello, se aprovecharon principalmente las aguas del río Eume, así como las de escorrentía producidas por las altas precipitaciones de la región. Actualmente, el punto más elevado de la lámina de agua se halla a una altura de 332 m sobre el nivel del mar.

## **2.2 Contexto paleogeográfico**

Durante el Oligoceno y el Mioceno Inferior el continente europeo estaba constituido por un conjunto de islas separadas entre sí por mares someros. La distancia entre las distintas masas de tierra debió suponer un obstáculo significativo para el flujo de flora y fauna, tanto con el continente asiático, hacia el este, como con el americano, hacia el noroeste, aunque de acuerdo a las unidades paleobiogeográficas reconocidas durante el Cenozoico, los desplazamientos se produjeron (Frederiksen, 1988; Mai, 1991, 1995). La comunicación con el continente americano estuvo favorecida por la existencia de masas de tierra situadas al norte de la actual isla de Gran Bretaña y de la Península Escandinava, además de la menor distancia entre los continentes americano y europeo. La parte central del continente europeo alojaba un mar interior que se comunicaba con la cuenca del Mar del Norte por el oeste y con el mar del Tethys (Paleomediterráneo) por el sur. La conexión entre este mar interior y el del Norte se interrumpió por primera vez durante el Rupeliense (Rögl, 1999; Schulz *et al.*, 2005), periodo durante el cual se formó el Paratethys en el interior del continente europeo. No obstante, es probable que esta conexión se restableciera transitoriamente a lo largo del Oligoceno. El Paratethys y el Tethys se encontraban separados por los Alpes, los Montes Cárpatos, los Montes Tauro (en Turquía) y los Montes Elburz (en Irán). Todos estos sistemas montañosos fueron originados por la Orogenia Alpina. El mar Tethys mantuvo conexión con el Océano Atlántico a través de amplios corredores localizados al sur de la Península Ibérica y al norte del actual Marruecos, y probablemente también se comunicaba con el Océano Índico a través del actual Golfo Pérsico. Los límites entre el Tethys y el Paratethys experimentaron cambios durante el Oligoceno, pero las principales vías de comunicación entre ambos mares se mantuvieron al este del Arco Alpino y al este del área que actualmente ocupa el Mar Caspio (Meulenkamp & Sissingh, 2003; Schulz *et al.*, 2005) (Fig. 2.3).



A nivel regional, al menos la mitad noroccidental de la actual Península Ibérica se encontraba emergida. Con los Pirineos ya formados, se encontraba conectada al continente europeo, limitando al norte y al oeste con el Océano Atlántico y al este con el Tethys. Al sur, el corredor que conectaba el Tethys con el Océano Atlántico separaba el continente europeo del africano.



Figura 2.3: Modelo paleogeográfico del continente europeo mostrando la distribución de masas de tierra y mares/océanos durante el Oligoceno y el Mioceno Inferior. El cuadrado indica la localización de la zona de estudio. La línea de puntos indica la situación aproximada del territorio que ocasionó el aislamiento intermitente del Paratethys y el Mar del Norte durante el Rupeliense. 1: Vía principal de comunicación entre el Tethys y el Paratethys durante el Oligoceno. 2: Posible vía secundaria de comunicación entre el Tethys y el Paratethys. 3: Vía de comunicación entre el Tethys y el Océano Índico. Modificado de © Colorado Plateau Geosystems (uso bajo autorización).

## 2.3 Contexto geológico

En el noroeste de Galicia existen dos corredores principales de fallas direccionales dextrógiras con orientación NO-SE (Ferrús, 1994; Ferrús & Santanach, 1994; Huerta,

1996b). Asociadas a ellas se formaron durante el Oligoceno y Mioceno un conjunto de cuencas sobre zócalos paleozoicos y precámbricos entre las cuales se encuentra la de As Pontes. El corredor más meridional, conocido como falla de Meirama, sigue un trazado casi rectilíneo al sur de A Coruña y comprende las cuencas de Laracha, Meirama, Visantoña, Xanceda y Boimorto. Por su parte, el septentrional, o falla de As Pontes, presenta un trazado paralelo a la anterior y se prolonga desde O Ferrol hasta la localidad de Abadín, a lo largo de aproximadamente 55 km. Esta alineación presenta una mayor complejidad y en ella se ubican la cuencas de Cantarallana, As Pontes, Roupár y Moñónovo (Ferrús & Santanach, 1994; Barrón & Santos, 1998; Heredia *et al.*, 2004) (Figs. 2.4 y 2.5). Meirama y As Pontes son los principales depósitos de lignito del noroeste peninsular. En el caso de As Pontes, constituyó una de las acumulaciones de lignito más importantes de España (Lunar *et al.*, 2002).

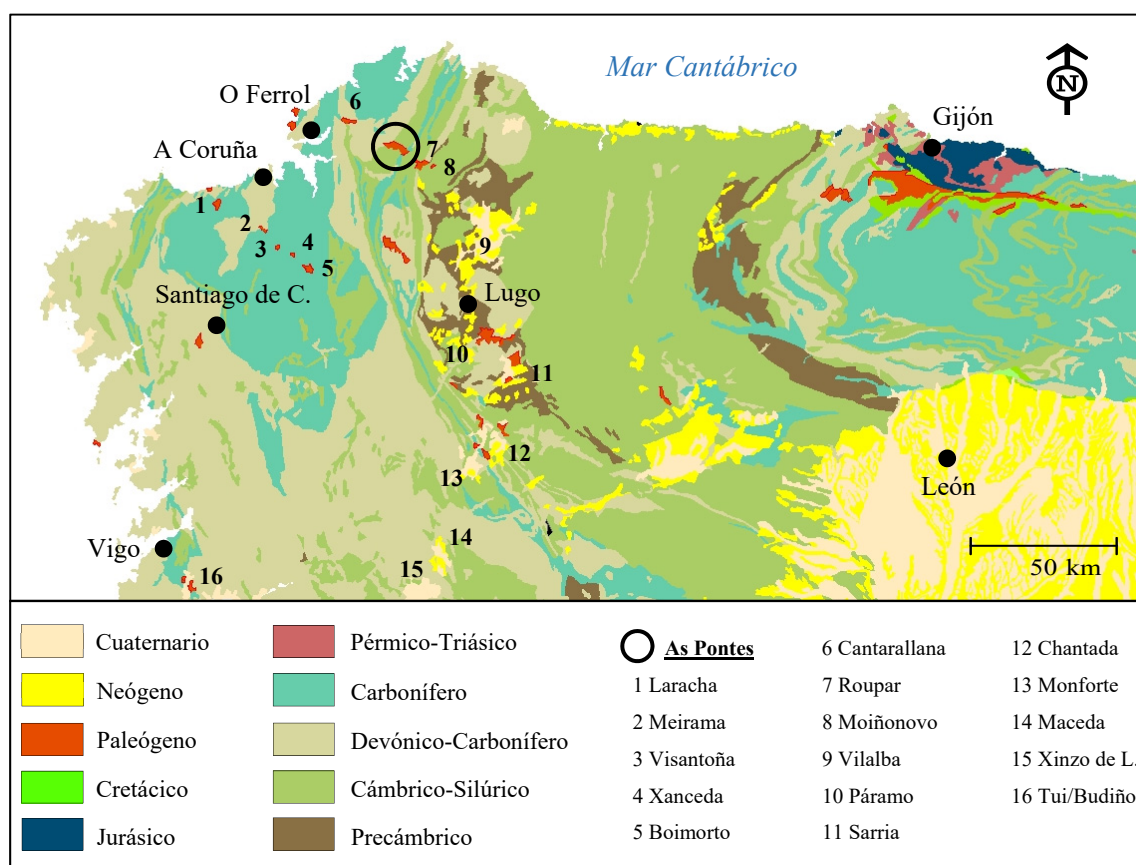


Figura 2.4: Mapa geológico del NO de la Península Ibérica que muestra la situación de la Cuenca de As Pontes y de las principales cuencas terciarias de Galicia. Las cuencas 1–5 y 6–8 se encuentran asociadas a los dos corredores de fallas direccionales mencionados en el texto.



Durante el Cretácico Inferior la placa Ibérica evolucionó de forma divergente con respecto a la placa Europea. A partir del Cretácico Superior ambas placas convergieron (Boillot & Malod, 1988). La actividad de las fallas direccionales del noroeste de Galicia estuvo relacionada con el movimiento de convergencia de las placas Ibérica y Europea que dio lugar a la orogenia pirenaica a partir del Cretácico Superior hasta el Mioceno Inferior.

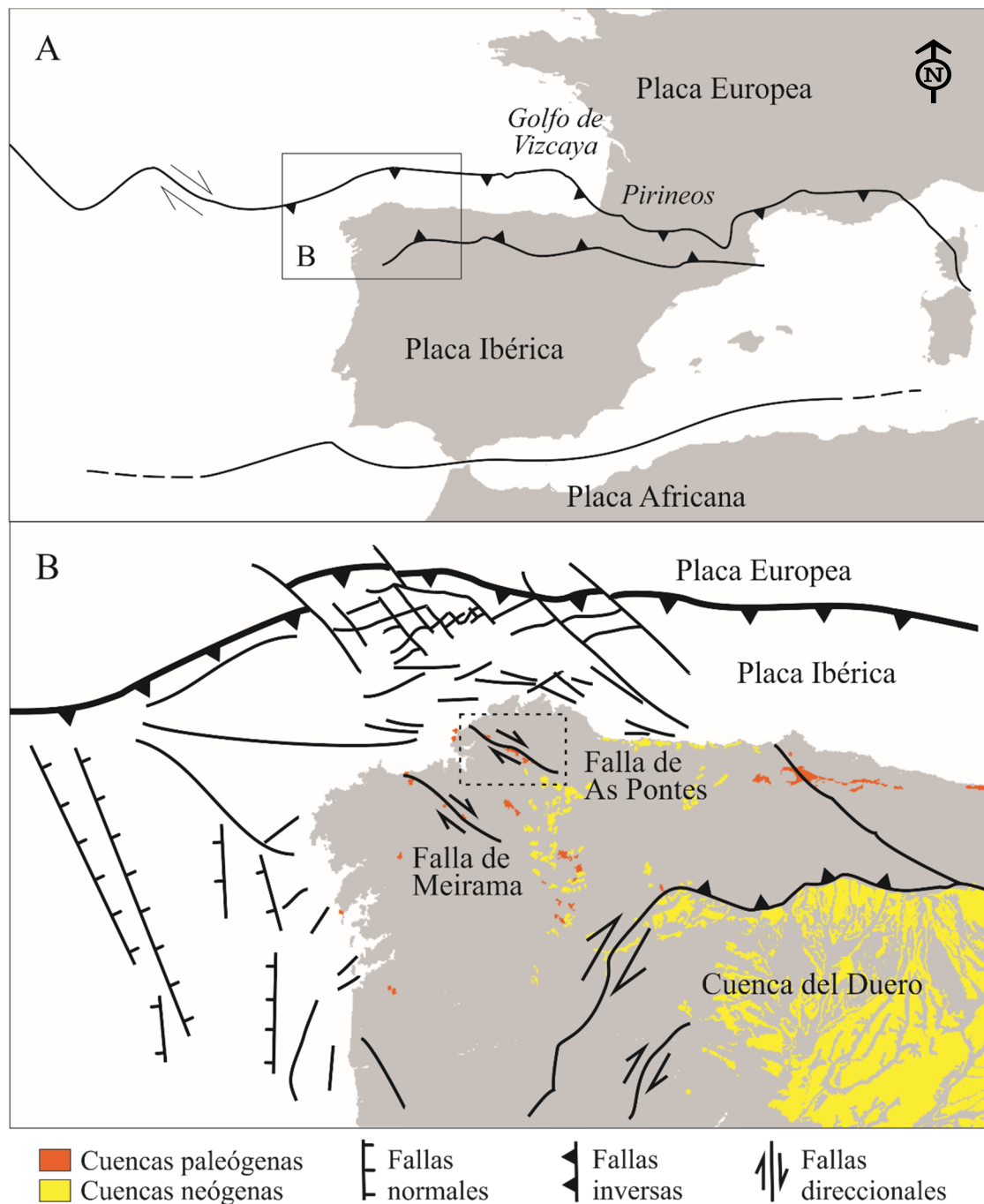


Figura 2.5: Límites y características estructurales generales de la placa Ibérica (A) y del extremo NO de la Península Ibérica (B). Se indican las fallas principales que existen en la zona [Basado en Santanach *et al.* (2005)].

Durante el Paleógeno el movimiento de la placa Ibérica tuvo dos componentes principales: un desplazamiento lateral hacia el este, y otro de rotación en sentido levógiro que trajo como consecuencia la expansión del Golfo de Vizcaya. La convergencia de las placas europea e ibérica produjo la subducción hacia el sur de la primera bajo la segunda (Boillot & Malod, 1988; Huerta, 1996b). Como consecuencia, durante el Eoceno se generaron en el margen noroccidental de la placa Ibérica zonas de pliegues y fallas inversas y direccionales. Posteriormente, una vez bloqueada la subducción durante el Oligoceno, la deformación se trasladó al interior de la placa Ibérica, lo cual ocasionó la formación en superficie de una serie de fallas inversas de dirección E-O y direccionales NO-SE, entre las cuales están las de Meirama y As Pontes (Ferrús, 1994) (Fig. 2.5).

### 2.3.1 Evolución estructural de la cuenca

Como hemos indicado anteriormente, asociadas a la falla direccional de As Pontes se encuentran una serie de cuencas terciarias entre las que destacan las de Cantarallana, As Pontes, Roupar y Moñonovo. De todas ellas, la de As Pontes es la de mayor tamaño y la más estudiada desde un punto de vista tectónico y sedimentológico. Se originó como resultado de la combinación de esfuerzos producidos por fallas inversas y normales asociadas a la mencionada falla direccional. De acuerdo con Santanach *et al.* (2005), la Cuenca de As Pontes se originó y comenzó a rellenarse durante el Rupeliense tardío, cuando entraron en actividad dos fallas inversas paralelas de dirección E-O, al menos una de ellas, situada al norte, unida a la falla direccional con dirección NO-SE (fig 2.6, A). Estas dos fallas inversas estuvieron truncadas en su extremo oriental por pequeñas fallas normales de dirección N-S que fueron las responsables de la formación de dos sub-cuencas independientes durante una fase de *stepover* (las cubetas occidental y oriental de As Pontes) (Fig. 2.6, A).

La máxima subsidencia de la cuenca se situó cerca de los límites de unión entre las fallas inversas E-O y las normales N-S, donde la acumulación de sedimentos fue, por tanto, también mayor. Las fallas normales tendieron a extenderse hacia el sur llevando consigo también la propagación de la subsidencia en este sentido. En concreto, la falla normal occidental se prolongó hasta entrar en contacto con la inversa meridional. Así, la sedimentación independiente en las dos cubetas, que no se encontraban comunicadas entre sí, se mantuvo durante el Rupeliense y el comienzo del Chattense. Sin embargo, este patrón

de sedimentación comenzó a modificarse a lo largo del Chattiense, cuando las fallas normales se volvieron inactivas favoreciendo que las dos cubetas progresaran hacia la colmatación en una fase de transición hacia una posterior de inflexión contractiva. Finalmente, el relleno sedimentario terminó superando el escarpe de la falla normal occidental y las dos sub-cuencas comenzaron a tener una sedimentación conjunta. Al mismo tiempo, la actividad de la falla direccional se intensificó conduciendo a la aproximación de las dos fallas inversas en una fase de inflexión contractiva (*restraining bend*) (Fig. 2.6, B). Esta culminó con la confluencia de ambas fallas, que finalmente configuraron el margen norte de la cuenca.

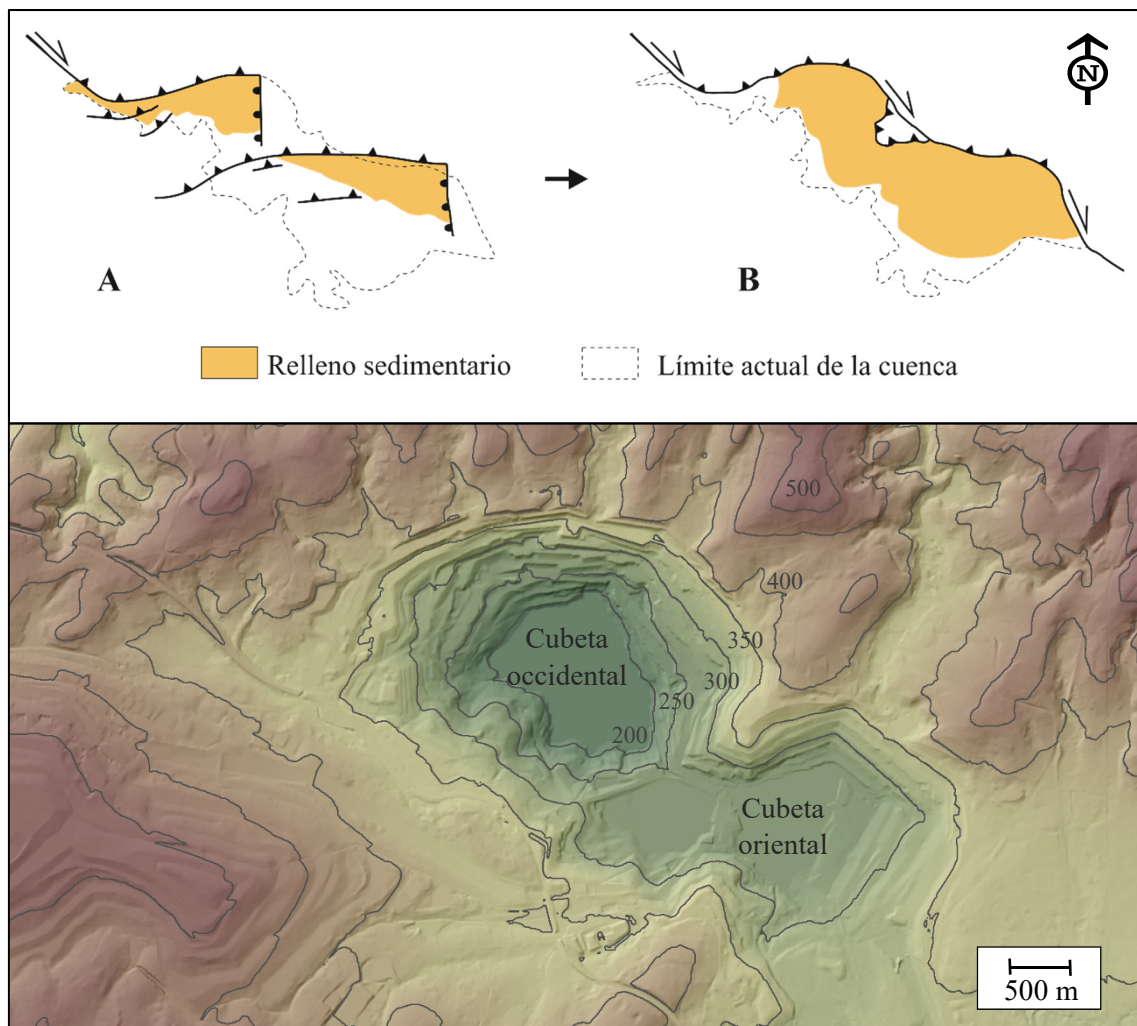


Figura 2.6: Evolución estructural simplificada de la Cuenca de As Pontes [arriba; modificado de Santanach *et al.*, (2005)] y mapa topográfico de detalle de la zona (abajo). A: fase de *stepover* durante el Rupeliense final y comienzo del Chattiense en la que se originan las dos sub-cuencas de manera independiente a partir de fallas inversas paralelas de dirección E-O truncadas en su parte oriental por fallas normales N-S; B: fase de inflexión contractiva (*restraining bend*) durante el Chattiense y Aquitaniense en la que las dos sub-cuencas se aproximan hasta quedar conectadas y comienzan a compartir relleno sedimentario.

### 2.3.2 Marco estratigráfico

El relleno sedimentario de la Cuenca de As Pontes se depositó sobre un sustrato de pizarras y gneises paleozoicos y grauvacas precámbricas incluidos en el dominio “Ollo de Sapo” (Sáez *et al.*, 2003; Valero *et al.*, 2016). Este da lugar a un afloramiento continuo que se extiende describiendo un arco desde la isla Coelleira (Lugo), desapareciendo bajo los materiales terciarios de la Cuenca del Duero y volviendo a aflorar en la provincia de Guadalajara (Díez Montes, 2006). El relleno llega a tener hasta 400 m de potencia máxima en algunos puntos cercanos al margen norte, donde la subsidencia fue mayor y permitió la acumulación de gran cantidad de sedimentos, y decrece hacia el margen sur, aunque este espesor varía notablemente dependiendo de la zona. En general, los materiales depositados en el borde norte se encuentran deformados y afectados por el apilamiento de cabalgamientos de materiales paleozoicos sobre los cenozoicos producidos por los esfuerzos de las fallas inversas (Fig. 2.7), mientras que en el borde sur los estratos están acomodados al paleorelieve existente en el momento en que fueron depositados (Aréchaga *et al.*, 2011).



Figura 2.7: Vista general de la cubeta oriental de la Cuenca de As Pontes. Se observan los pliegues de los sedimentos de su margen norte provocados por el cabalgamiento de los materiales paleozoicos sobre los terciarios. Imagen obtenida de Aréchaga *et al.* (2011).

Durante la explotación minera de la cuenca se diferenciaron 19 unidades estratigráficas en la cubeta occidental y 13 en la oriental, cada una de las cuales consiste en una secuencia de lignito-terrágenos. A su vez, cada una de estas secuencias está constituida por una unidad deposicional basal dominada por lignitos y otra unidad superpuesta dominada por sedimentos siliciclásticos ricos en materia orgánica constituidos por partículas del tamaño de la arcilla, principalmente lutitas (terrágenos) (Fig. 2.8). En menor proporción, las unidades de terrígenos también contienen areniscas, arenas arcósicas y gravas cuarcíticas (Cabrera *et al.*, 1995). En terminología minera, los materiales de terrígenos se denominan estériles, ya que no contienen lignito en cantidades significativas, por lo que eran desechados. Los paquetes de estériles tienen un aspecto considerablemente más claro que los de lignito, de color negro.

Tanto las unidades basales de lignito como las superiores de terrígenos pueden a su vez considerarse secuencias elementales. Concretamente, las dominadas por lignito contienen intercalaciones de lutitas carbonosas, mientras que en las dominadas por terrígenos aparecen paquetes de lignito de poco espesor reflejando una sedimentación compleja. Para la división de la cuenca en secuencias solo se tomaron en cuenta los paquetes de lignito que superaban los 50 cm de espesor. En todos ellos aparecían intercalaciones de lutitas. Sin embargo, si estas no superaban los 50 cm se consideraban parte de la misma unidad de lignito (Fig. 2.8).

Los geólogos de ENDESA nombraron a cada una de las unidades de lignito de las 19 secuencias reconocidas en la sub-cuenca occidental, denominación que hemos mantenido en esta Tesis Doctoral. Con fines descriptivos, dividieron toda la serie estratigráfica en dos tramos separados por el paquete de materiales terrígenos de mayor potencia de toda la cuenca, de hasta 60 m en algunos puntos, que fue depositado durante la fase de inflexión contractiva. Este se denominó capa maestra o capa de materiales terrígenos A- $\alpha$  (Santanach *et al.*, 2005; Aréchaga *et al.*, 2011). Las secuencias de lignitos por debajo de la capa maestra se depositaron cuando las dos sub-cuencas no se encontraban conectadas entre sí. Se denominaron con letras del alfabeto latino en orden descendente, de manera que la unidad de lignitos más alta se llamó A, la situada inmediatamente por debajo recibió el nombre de B y así sucesivamente, hasta el paquete de lignitos M. Las secuencias de lignitos por encima de la capa maestra se depositaron durante el periodo en el que las dos sub-cuencas entraron en conexión y comenzaron a compartir relleno sedimentario. Estas fueron nombradas con letras griegas en orden ascendente. El primer paquete de lignitos situado por encima de la



capa maestra se denominó  $\alpha$ , el siguiente  $\beta$ , y así sucesivamente hasta el paquete  $\varepsilon$ . La excepción es el último paquete de la serie, a techo de la sucesión, que se designó como  $\varphi$ , aunque esta letra no es la que sigue a  $\varepsilon$  en el alfabeto griego (fig 2.9). Los paquetes de terrígenos se nombraron según las unidades de lignitos que tenían por encima y por debajo. De esta manera, el paquete de lutitas situado entre los lignitos G y F recibió el nombre de G-F (Aréchaga *et al.*, 2011). Los ingenieros de Endesa solían referirse a algunos paquetes de manera informal, como la mencionada capa maestra (A- $\alpha$ ) o la unidad arcillosa D-C, denominada capa “chocolate” debido a su intenso color marrón. Por el modo en que fueron descritas las unidades estratigráficas de la mina de As Pontes, el paquete de terrígenos D-C corresponde a la unidad superior que, junto al paquete de lignito D, constituye la secuencia de lignito-terrígenos D (Fig. 2.11).



Figura 2.8: Fotografía que muestra parcialmente las secuencias de lignito-terrígenos C y B [modificado de Aréchaga *et al.* (2011)]. De base a techo: Unidad de lignito C (unidad deposicional basal). Se observan las intercalaciones de materiales terrígenos de poco espesor con una tonalidad más clara; Unidad de terrígenos C-B (unidad deposicional superior de terrígenos o estériles); Unidad de lignito B (unidad deposicional basal); Unidad de terrígenos B-A (unidad deposicional superior).

Los paquetes de lignito de mayor potencia de toda la sucesión son H y  $\beta$ , con 30 y 50 m respectivamente en algunas zonas. En general, los paquetes de terrígenos son más frecuentes en la mitad superior de la sucesión, reflejando una sedimentación más detrítica a partir de la deposición de la capa maestra. De hecho, los únicos paquetes importantes de areniscas de la sección se encuentran en la mitad superior de la misma.

De las 19 secuencias reconocidas en la cubeta occidental, únicamente 13 se encuentran presentes en la cubeta oriental, que experimentó una evolución sedimentológica independiente durante las primeras fases de relleno. La parte más basal de esta sub-cuenca se encuentra compuesta de sedimentos aluviales compuestos por lutitas arenosas de color verde grisáceo. Por encima de ellas se disponen sedimentos lacustres consistentes en rocas arcillosas laminadas que a su vez se encuentran por debajo de una sucesión métrica de carbonatos, formando ritmitas con alto contenido en calcita magnésica (Cabrera *et al.*, 1995). Superpuestas a las ritmitas, se encuentran una serie de niveles de lutitas arenosas carbonatadas.

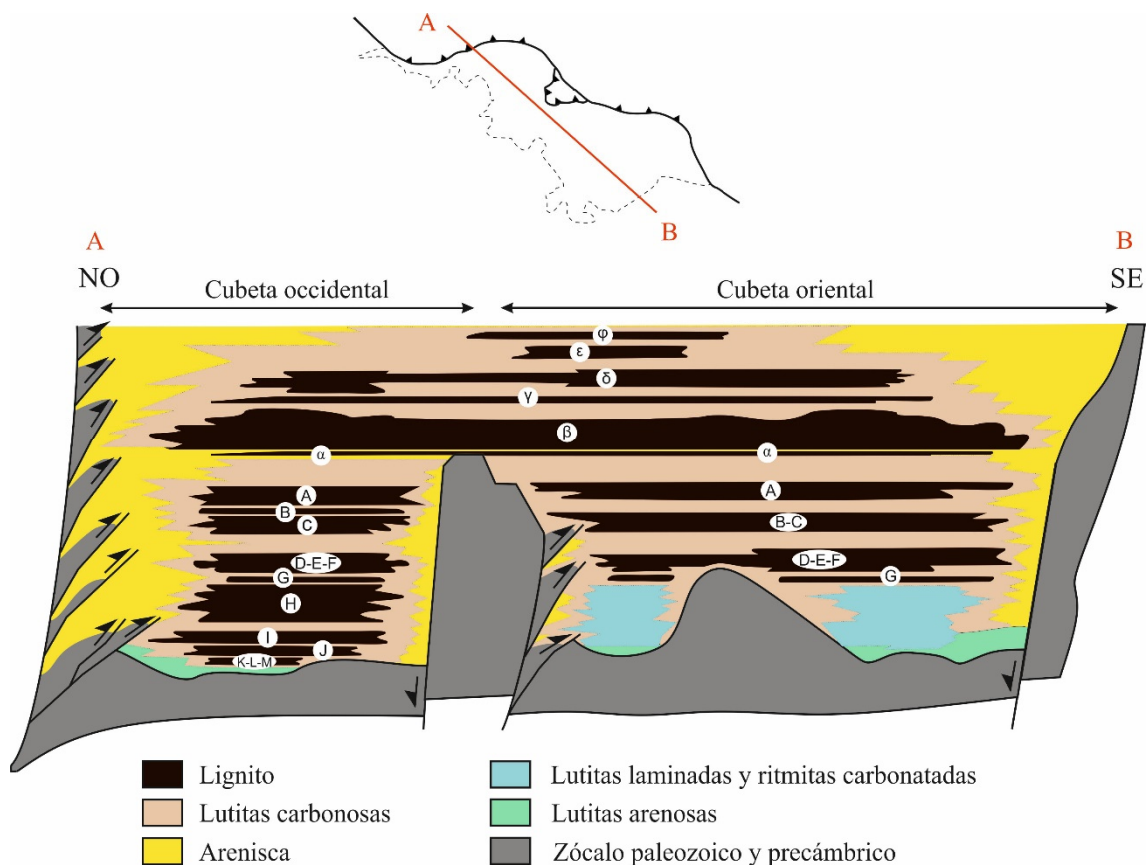


Figura 2.9: Síntesis estratigráfica de la Cuenca de As Pontes a lo largo de una sección longitudinal que muestra la posición idealizada de las distintas unidades de lignito. Modificado de Cabrera *et al.* (1995) y Santanach *et al.* (2005).

La sucesión descrita no tiene analogía en la cubeta occidental. Presenta entre 50 y 70 m de potencia y en ella no aparece ningún paquete de lignito. Durante su deposición, en esta cubeta se formaron los paquetes M a H (Fig. 2.9). La acumulación de sedimentos que continuó en la cubeta oriental muestra una serie de secuencias lignito-terrágenos análogas a las reconocidas en la cubeta occidental, aunque con espesores y frecuencia de intercalaciones de lutitas que son diferentes ya que se depositaron de forma independiente. Se trata de las secuencias G a la A, con una potencia aproximada y variable de unos 120 m. Por encima de ellas, se reconoce la capa maestra, que supuso el inicio de una sedimentación conjunta y más homogénea en ambas sub-cuencas. A partir de esta capa de terrígenos (A- $\alpha$ ) se acumularon los paquetes de lignito nombrados con letras griegas, que tienen una extensión lateral en ambas sub-cuencas y gradan a materiales siliciclásticos de grano progresivamente más grueso hacia las zonas proximales de la cuenca (Cabrera *et al.*, 1995; Santanach *et al.*, 2005).

### 2.3.3 Ambientes de sedimentación

El ambiente de sedimentación inferido a partir de las secuencias descritas es el de una zona que experimentó distintos episodios de inundación y fluctuaciones en el nivel de la lámina de agua (Sáez & Cabrera, 1994; Cabrera *et al.*, 1995; Sáez & Cabrera, 2002; Sáez *et al.*, 2003; Valero *et al.*, 2016). Las unidades terrígenas se depositaron en sistemas aluviales que experimentaron repetidas fases de expansión y retracción. En las zonas proximales de estos sistemas se depositaron los materiales siliciclásticos de mayor tamaño de grano, gradando lateralmente a materiales arcillosos en las zonas distales en las que se generaron ambientes lacustres y palustres que dieron lugar a importantes acumulaciones de lignito (Ferrús, 1994).

Las principales áreas fuente que alimentaron de sedimentos la cuenca se localizaban fundamentalmente al norte y al este del margen tectónico septentrional. Las del norte proveían de sedimentos a través de sistemas aluviales relativamente pequeños de baja eficacia de transporte y con un área fuente limitada probablemente a los relieves adyacentes, que producían depósitos transversales a la cuenca (Barsó *et al.*, 2003; Aréchaga *et al.*, 2011). Las del este alimentaban el relleno mediante sistemas aluviales de mayor extensión. Su influencia se incrementó progresivamente durante la evolución de la cuenca, siendo responsables de una sedimentación más detrítica en la mitad superior de la sucesión y, por tanto, de la reducción de la potencia y área de distribución del lignito (Aréchaga *et al.*, 2011).



Es también probable que existiera una contribución menor de sedimentos procedentes de áreas fuente situadas al sur (Cabrera *et al.*, 1995). La evolución de las áreas fuente estuvo controlada tectónicamente por la actividad del sistema de falla direccional.

Algunos autores han dividido la sección de As Pontes en cinco fases o macrosecuencias atendiendo a criterios de ambiente de sedimentación que se han interpretado a partir de estudios petrográficos, geoquímicos y sedimentológicos (Cabrera *et al.*, 1995; Sáez & Cabrera, 2002). Estas fases se pueden reconocer en ambas cubetas:

- Macrosecuencia I: Presenta una potencia máxima de 120 m en la cubeta occidental y 100 en la oriental, en la parte noreste de cada sub-cuenca. El carácter más significativo de esta unidad es la disimilitud de facies en ambas cubetas como consecuencia de una sedimentación independiente. En la cubeta occidental esta fase incluye las secuencias M, L, K, J, I y H que debieron depositarse cuando la zona lacustre alcanzó su máxima profundidad. Aunque algunos autores han señalado una probable influencia marina durante este periodo (Macías-García *et al.*, 2007), la mayoría de estudios sedimentológicos indican que su depósito ocurrió en condiciones estrictamente continentales (Cabrera *et al.*, 1995; Sáez & Cabrera, 2002).

- Macrosecuencia II: Con potencias máximas de 120 m en la cubeta occidental y 100 m en la oriental, comprende las secuencias G, F, E, D, C, B y la unidad basal de lignito A, con características litológicas similares en ambas cubetas. Se caracteriza por la ausencia de ambientes lacustres abiertos y la frecuencia de zonas palustres y lacustres someras con repetidos episodios de extensión y retracción.

- Macrosecuencia III: Comprende la unidad de terrígenos A- $\alpha$ , que alcanzaba 60 m de espesor en ambas sub-cuencas. Los depósitos corresponden a una sedimentación aluvial proximal y, en menor medida, distal indicando un ambiente de mayor energía que en las fases anteriores. Aparecen canales de arenas y grava, ocasionalmente abandonados, así como facies arcillosas relacionadas con una llanura de inundación. En esta fase no parece que se desarrollaran ambientes lacustres duraderos.

- Macrosecuencia IV: Está compuesta por las secuencias situadas por encima de la capa maestra ( $\alpha$  a  $\phi$ ) que sedimentaron bajo condiciones más secas como muestra la reducción general de potencia y extensión de las unidades de lignito. En esta fase se

interpretó que las láminas de agua debieron ser someras y las oscilaciones en sus niveles menos acusadas que en las fases I y II.

La evolución en el ambiente de deposición que se acaba de describir ha sido explicada como consecuencia de la influencia combinada de la tectónica y el clima sobre la sedimentación en la cuenca. La importancia relativa atribuida a cada uno de estos factores (tectónico y climático) ha variado a lo largo del tiempo. En los años 90 se consideraba que la tectónica fue el principal factor controlador de los procesos de sedimentación (Sáez & Cabrera, 1994; Cabrera *et al.*, 1995). Sin embargo, estudios posteriores fueron concediendo cada vez mayor importancia al clima desde entonces (Sáez & Cabrera, 2002), hasta el punto de que recientemente se ha mostrado que la formación de las diferentes unidades de lignitos siguió unos ritmos que estaban controlados por ciclos orbitales (Valero *et al.*, 2016). En concreto, se cree que el depósito cíclico de las secuencias de As Pontes estuvo relacionado con variaciones en la excentricidad orbital de La Tierra con periodos de aproximadamente 405 ka (ciclos de cuarto orden). Estos produjeron cambios cíclicos en la cantidad de radiación solar recibida por la superficie terrestre. La asociación de secuencias sedimentarias con este tipo de procesos orbitales es cada vez más común, especialmente en ambientes marinos, aunque también se ha mostrado en estudios de sistemas lacustres (Olsen & Kent, 1999; Abels *et al.*, 2010).

#### 2.3.4 Contexto cronológico

Los primeros intentos de datar la Cuenca de As Pontes fueron bioestratigráficos. Médus (1965b) llevó a cabo el primer estudio palinológico en la cuenca y uno de los primeros llevados a cabo en España. Aunque se mostró precavido al respecto, este autor relacionó las asociaciones palinológicas con la flora del Mioceno Superior de Coiron (Francia), atribuyéndole una edad neógena (Médus, 1965b; Barrón & Santos, 1998). Más adelante, Menéndez Amor (1975) señaló que la palinología parecía indicar una edad “Terciario Superior”, mientras que un conjunto de semillas era indicativo del Pleistoceno.

A comienzos de los años 90 se llevaron a cabo varios estudios que permitieron una aproximación más precisa a la cronología de la cuenca. Baltuille *et al.* (1992) analizó algunos niveles de posición estratigráfica incierta y concluyó que la microflora se podía correlacionar

con las asociaciones palinológicas *Kurbalik* y *Kale* propuestas por Benda (1971) para Turquía y el Mar Egeo. Esto corresponde a una edad Oligoceno superior?-?Mioceno Inferior. López-Martínez *et al.* (1993) identificaron restos de *Issiodoromys minor* en la secuencia de lignito-terrágenos I-H. La primera aparición de este roedor en el registro paleontológico ocurre en el Rupeliense y marca la base de la zona MP24 (Gradstein *et al.*, 2012), lo que hasta el momento supuso la datación más exacta de la cuenca.

Posteriormente, los sedimentos fueron objeto de varios estudios magnetoestratigráficos que permitieron una datación precisa de las principales unidades deposicionales (Huerta, 1996a; Huerta *et al.*, 1997; Valero *et al.*, 2016). Estos estudios abarcaron ambas cubetas, muestreando una sucesión en superficie y un sondeo que atraviesa la totalidad del relleno sedimentario en cada una de ellas. Gracias a estos se ha puesto de manifiesto que la sedimentación se mantuvo sin interrupciones durante aproximadamente 7,3 Ma y que la formación de las unidades de lignito en ambas sub-cuencas fue isocrónica.

El relleno de la depresión comenzó durante Rupeliense en el cron C11, hace 29,8 Ma, y se prolongó, como mínimo, hasta el Aquitaniense en el subcron C6AA, hace algo menos de 22,49 Ma (Huerta, 1996a; Huerta *et al.*, 1997; Santanach *et al.*, 2005; Valero *et al.*, 2016). En la Figura 2.11 se han indicado los resultados de la datación magnetoestratigráfica, después de la correlación con la Escala de Polaridad Geomagnética Global (GPTS) y la calibración con la cronoestratigrafía de Gradstein *et al.* (2012) llevadas a cabo en Valero *et al.* (2016). Mediante interpolación lineal por tramos se puede desarrollar un sencillo modelo de edad en función de la profundidad que permite tener una idea de la edad de cada muestra en la sucesión (Fig. 2.10). Ningún modelo de edad-profundidad refleja la realidad por completo, pero debido a los datos magnetoestratigráficos de los que disponemos, que sirven de puntos fijos, es esperable que la fiabilidad del modelo sea alta (Telford *et al.*, 2004). A partir del mismo, podemos inferir que no hubo cambios bruscos en la tasa de sedimentación durante aproximadamente 7,5 Ma.

La base del Rupeliense se encuentra actualmente definida por el Estratotipo Global de Límite (GSSP) establecido en la sección pelágica de Massignano, que aflora a 10 km al sur de Ancona, en la costa adriática del norte de Italia, al que se ha asignado una edad de 33,9 Ma (Gradstein *et al.*, 2012). Por el contrario, para el piso Chattense, aún no se ha propuesto oficialmente ninguna sección como GSSP. Así pues, la base del Chattense se ha establecido provisionalmente de manera no oficial a partir de tres secciones marinas situadas al noreste

de los Montes Apeninos (Contessa Quarry, Monte Cagnero y Pieve d'Accinelli) que cubren el tránsito Rupeliense–Chattiense y que llevan años siendo evaluadas como candidatas para el GSSP de la base del Chattiense (Van Simaey, 2004). La datación isotópica a partir de Sr y glauconita de estas secciones arroja edades de entre 27 y 29 Ma, por lo cual actualmente se acepta una edad de 28,1 Ma para la base del Chattiense, equivalente a la parte superior del cron C10 (Gradstein *et al.*, 2012). Además de las secciones italianas mencionadas, las sucesiones oligocenas del sur del Mar del Norte son de gran relevancia internacional ya que constituyen las secciones estratotipos clásicas que fueron tomadas como referencia antes de que la Comisión Internacional de Estratigrafía estableciera los GSSPs para definir los límites inferiores de los distintos pisos (Van Simaey, 2004; Śliwińska *et al.*, 2013).

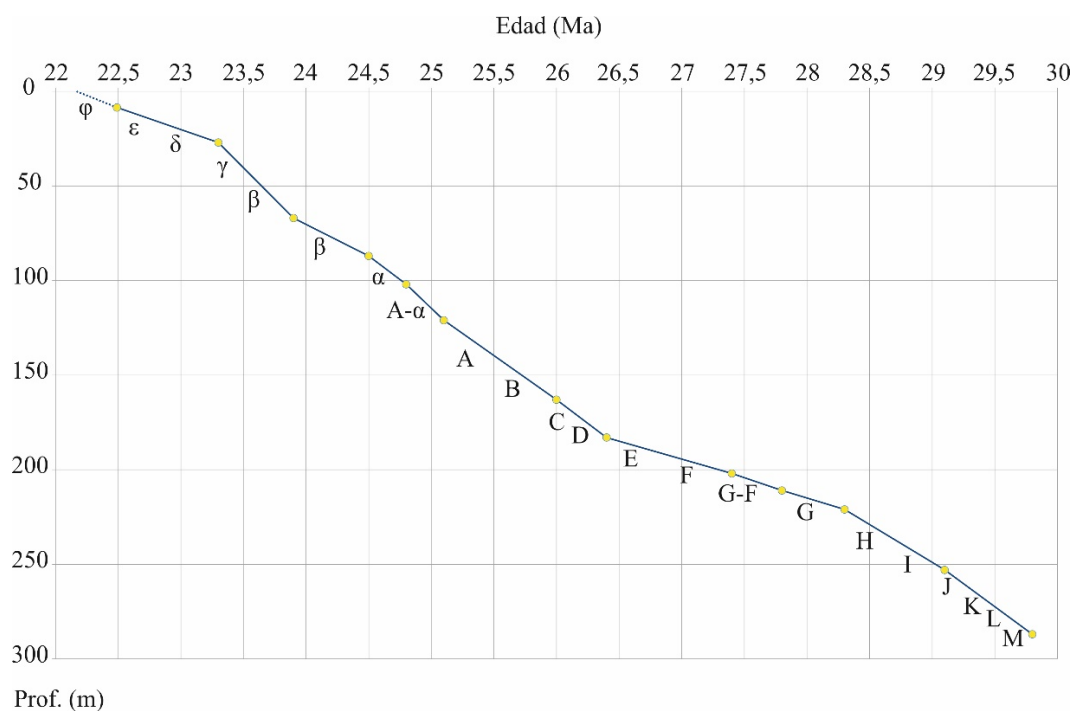


Figura 2.10: Modelo de edad en función de la profundidad indicando la profundidad estimada de las distintas unidades de lignito de acuerdo a los estudios magnetostratigráficos de Huerta (1996a), Huerta *et al.* (1997) y Valero *et al.* (2016).

La base del Aquitaniense y, por tanto, el límite Oligoceno–Mioceno y Paleógeno–Neógeno, se encuentra definida en la sección de Lemme-Carrosio, al noroeste de Italia (Van Simaey, 2004; Gradstein *et al.*, 2012). Coincide con el cambio de polaridad magnética del cron C6.Cn2r a C6Cn.2n y con el evento isotópico de  $^{18}\text{O}$  conocido como *Mi-1* que refleja la primera de las glaciaciones del Mioceno. En su última revisión se le ha asignado una edad de 23,03 Ma (Gradstein *et al.*, 2012).

## 2.4 Descripción de la sucesión

Como se ha mencionado anteriormente, la sección está dominada por tres litologías: lignitos, lutitas y areniscas. En concreto, lignitos y lutitas suponen más del 90% de toda la serie. Estas litologías se organizan en una alternancia de unidades de lignito y terrígenas con frecuentes gradaciones laterales que dan lugar a cambios de facies (Aréchaga *et al.*, 2011). Esta alternancia se repite dando lugar a 19 secuencias lignito-terrígenas. Los lignitos se distribuyen en unidades de espesor y calidad muy variable que están separadas entre sí por unidades terrígenas constituidas por lutitas y, en menor medida, areniscas.

Para el desarrollo de esta Tesis se seleccionó una sección de la cubeta occidental, ya que la cubeta oriental se encontraba parcialmente inundada, de manera que no afloraban las secuencias más profundas.

La unidad de lignito M tiene un espesor de 1–2 m y una extensión lateral limitada. Probablemente, fue explotada en su totalidad o cubierta con otros materiales ya que en el momento en el que se accedió a la zona no afloraba en ninguna parte de la sub-cuenca, por lo que no pudo ser muestreada. La muestra más antigua de la serie estudiada (L-1) corresponde al límite entre el paquete de terrígenos M-L y la unidad de lignito L. Esta última alcanza unos 4 m de espesor. En ella se tomaron tres muestras más (L-2, L-3 y L-4) en una zona en la que afloraba con una potencia de algo menos de 1 m. Estos lignitos mostraban un color marrón amarillento brillante. Son lignitos de baja densidad que contienen piropisita. El techo de esta unidad se encuentra erosionado por terrígenos.

La secuencia lignito-terrígenos K llega a tener alrededor de 8 m de potencia en algunas partes de la cubeta. La unidad de lignitos de esta secuencia está integrada, al igual que la anterior, por lignitos piropisíticos. Se recogieron cinco muestras en niveles de lignito de la parte basal de la secuencia (K-1 a K-5).

Los lignitos de la secuencia J poseen un espesor de algo más de 10 m en algunos puntos. En esta se tomaron seis muestras en litologías de transición entre lignitos y lutitas carbonosas que tenían un elevado contenido en materia orgánica (J-1 a J-6). En estos niveles son también comunes los nódulos de sílex.

La secuencia lignito-terrígenos I presenta, al igual que las anteriores, un espesor variable dependiendo de la zona. En los puntos donde alcanza una potencia máxima, se acerca a los 7 m. Se recogieron cinco muestras en la unidad basal de lignitos (I-1 a I-5), de

la cual afloraban unos 5 m. Los estudios de micromamíferos llevados a cabo en la unidad de lutitas verdes que se encuentra a techo de esta secuencia (I-H) permitieron datar estos materiales. En concreto, la presencia de *Issiodoromys minor* es indicativa de una edad Rupeliense, zona MP24 de mamíferos para el Paleógeno (López-Martínez *et al.*, 1993). También en I-H se identificaron restos de peces de agua dulce de la familia Cyprinidae y eurihalinos del orden Perciformes, así como valvas de ostrácodos.

La secuencia H es una de las más potentes de toda la cuenca y la que presenta el contenido en azufre más elevado. Aquí, la capa basal de lignito se aproximaba a unos 30 m de potencia máxima. Se tomaron once muestras, siete de ellas en lignitos y las que hemos identificado como H-2, H-3, H-7 y H-8, en intercalaciones de niveles arcillosos situados entre arcillas de tonalidad rojiza. Por encima de H-6 aparecían niveles de lignitos xiloides con troncos en posición horizontal. La presencia de un antracotérido indeterminado en la unidad de lignito H apoya la edad oligocena inferida a partir de micromamíferos. En esta misma unidad se identificaron restos de gasterópodos límnicos (*Hydrobia*, *Limnaea* y *Planorbarius*), de tortugas y de cocodrilos, en concreto del género *Diplocynodon* (Alligatorinae). También se tiene constancia de la presencia de semillas que se han atribuido a la familia Nymphaeaceae (López-Martínez *et al.*, 1993; Cabrera *et al.*, 1994; Cabrera *et al.*, 1995). Algunos autores señalan la presencia de moluscos marinos de los géneros *Potamides* e *Hydrobia* (Nonn, 1966; Macías-García *et al.*, 2007). Se tomó una muestra a techo de esta secuencia, inmediatamente por encima de la capa de lignito H, en el paquete de lutitas H-G.

La sucesión lignito-terrágenos G posee una potencia máxima de unos 4 m. En ella se recogieron tres muestras de base a techo: de la unidad basal de lignito (G-1), de un nivel de lignito y arcillas blancas (G-2) y de la unidad de terrígenos G-F, constituida por arcillas de tonalidad muy oscura.

La secuencia F llega a tener algo más de 10 m de espesor en algunos puntos de la cubeta. En la unidad basal, el lignito se dispone en capas de unos 60 cm separadas por niveles de arcillas rojizas. Se recogió una muestra en uno de los paquetes de lignito (F-1), dos muestras más por encima de F-1 en otro paquete de lignito superpuesto (F-2 y F-3) y una a techo, en el paquete de lignito que se encontraba en contacto con la unidad de lutitas F-E (F-4).

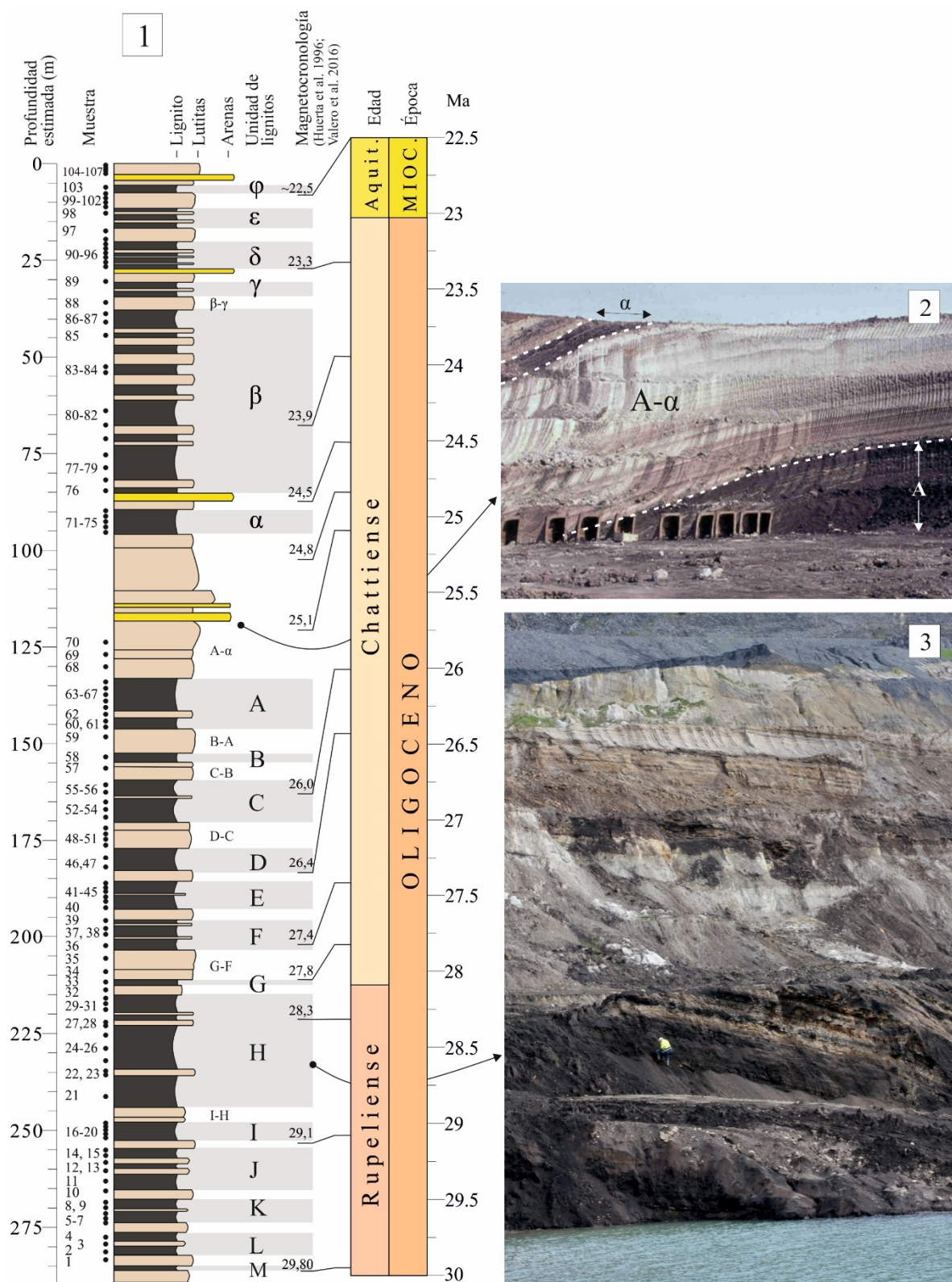


Figura 2.11: Columna estratigráfica seintética de la cubeta occidental de As Pontes mostrando la posición de las muestras analizadas, la denominación de las unidades de lignitos, la datación magnetoestratigráfica y la cronoestratigrafía basada en Gradstein *et al.* (2012). Entre las unidades basales de lignitos indicadas en gris se aprecian las unidades superiores de terrígenos que conforman cada secuencia lignitos-terrígenos. El nombre de las muestras se indica en el Apéndice 1. 2: Vista parcial de las unidades de lignitos A y α separadas por la capa maestra (A-α), que marca el límite entre la mitad superior e inferior de la sucesión. 3: Vista parcial del paquete de lignitos H.

El paquete de lignito E tiene unos 7 m de espesor y está integrado por lignitos no xiloides. En esta unidad se tomaron seis muestras. E-1 procede la parte más basal de la misma, cerca del contacto con la capa de estériles F-E. E-2 y E-3 se recogieron a 20 y 40 cm por encima respectivamente de E-1. Una intercalación de arcillas rojizas separa estas muestras de E-4, E-5 y E-6, que fueron tomadas en la parte superior de la unidad de lignito.

La secuencia lignito-terrágenos D muestra un espesor máximo de 20 m, aunque en la zona en que fue muestreada su parte basal apenas afloraba 3 m. Aquí se tomaron las muestras de lignito D-1 y D-2. Por encima de este paquete se encuentra depositada una potente capa de lutitas carbonosas de color marrón oscuro que se denomina informalmente capa “chocolate” (la unidad D-C). En ella se tomaron cuatro muestras distanciadas entre sí un 1 m cada una (DC-1 a DC-4).

La secuencia C está integrada por lignitos pardos de tonalidad de marrón oscuro a negro. Presenta restos de madera y corteza gelificadas, y por lo general se dispone en estratos masivos y homogéneos. Se tomaron tres muestras en la unidad basal de lignitos (C-1 a C-3). Por encima de esta capa aparecen una serie de intercalaciones de arcillas rojizas. Sobre estas se recogieron dos muestras más: C-4 y C-5. A techo de esta secuencia, el paquete de estériles C-B alcanza potencias máximas de unos 5 m y se caracteriza por la acumulación de arcillas con gran cantidad de materia orgánica. A techo de esta capa se tomó una muestra adicional que hemos denominado C-B.

La unidad de lignito B es una de las de menor espesor de toda la sub-cuenca, ya que apenas alcanza 2 m en algunos puntos. Está compuesta por lignitos en su mayoría xiloides. La muestra B-1 se recogió en la base de esta unidad en un nivel de lignitos evitando los restos de madera. Por encima de esta capa se dispone la unidad de terrígenos B-A, que en su parte inferior consiste en una serie de estratos arcillosos con escaso contenido orgánico. A continuación, se superpone un potente paquete de lutitas carbonosas, a techo del cual se tomó la muestra B-A.

La secuencia lignito-terrágenos A es una de las más potentes de la cuenca, ya que incluye la unidad de estériles A- $\alpha$  o capa maestra, que alcanza hasta 60 m de espesor y está caracterizada por materiales arcillosos y arenosos con presencia de nódulos de siderita que muestra una tonalidad clara debido al escaso contenido orgánico. La unidad de lignito A llega a tener alrededor de 10 m de espesor y está integrada por lignitos pardos con espículas de esponjas (Cabrera et al., 1995) y frutos de *Brasenia purpurea*, *Euryale* cf. *lissa*,



*Nymphaea* sp., *Potamogeton crispus*, *Magnolia robus*, *Eriophorum vaginatum*, *Scirpus* sp. y *Epilobium* sp. (Menéndez Amor, 1975). En esta capa se tomaron las muestras A-1 a A-8 a una distancia de 1 m cada una. Hacia la base de la unidad de estériles A- $\alpha$  se disponen algunos niveles arcillosos que tienen una mayor cantidad de materia orgánica que el resto de los niveles de la secuencia. En estos se recogieron las muestras A $\alpha$ -1, A $\alpha$ -2 y A $\alpha$ -3, aproximadamente a 1,5 m de distancia entre sí.

La unidad de lignitos  $\alpha$  ya presenta una extensión lateral común para las dos cubetas de la cuenca. Supera ligeramente los 5 m de espesor y está formada por lignitos xiloides con intercalaciones de margas. Sobre unos niveles plegados se recogieron las muestras  $\alpha$ -1,  $\alpha$ -2,  $\alpha$ -3,  $\alpha$ -4 y  $\alpha$ -5.

El paquete de lignito  $\beta$  es el más potente de la cuenca y llega a alcanzar los 50 m de espesor. Está formado principalmente por lignitos xiloides con restos leñosos en mal estado de conservación, y lignitos pardos. La muestra más basal de este paquete ( $\beta$ -1) se tomó en un nivel de lignitos que está inmediatamente por encima de una capa de arenisca de la unidad de estériles  $\alpha$ - $\beta$ . A continuación, se fueron tomando muestras de base a techo de forma equidistante aproximadamente cada 1 m ( $\beta$ -1 a  $\beta$ -7). Por encima de estos niveles, los lignitos pierden homogeneidad, apareciendo frecuentes intercalaciones de lutitas carbonosas. En la mitad superior de la unidad se recogieron el resto de muestras sobre niveles de lignitos más o menos mezclados con lutitas carbonosas ( $\beta$ -8 a  $\beta$ -12). En la secuencia elemental de terrígenos  $\beta$ - $\gamma$ , compuesta de lutitas de unos 3 m de espesor, se recogió la muestra  $\beta$ - $\gamma$ .

La secuencia lignito-terrígenos  $\gamma$  posee unos 5 m de espesor máximo. Se caracteriza por la presencia de lignitos xiloides sobre los cuales se dispone la unidad de terrígenos formada por lutitas carbonosas y areniscas. La muestra  $\gamma$ -1 se tomó en la zona de contacto entre los lignitos y las lutitas.

La secuencia  $\delta$  tiene cerca de 10 m de espesor en algunos puntos de la cuenca. Su unidad de lignito está formada por capas de lignito xiloide con frecuentes intercalaciones de niveles arcillosos, algunos de ellos rojizos. Todas las muestras de esta secuencia ( $\delta$ -1 a  $\delta$ -7) se recogieron en los niveles arcillosos incluidos en la unidad de lignito, cerca de las zonas de contacto con estos. La unidad de terrígenos  $\delta$ - $\epsilon$  presenta una potencia similar a la de lignitos. En esta capa, en donde se recogió la muestra  $\delta$ - $\epsilon$ , se identificaron restos foliares del helecho *Goniopteris styriaca* y de las angiospermas *Daphnogene bilinica*, *Laurophyllum* sp.,

*Myrica lignitum*, *Salix angusta*, *Dryophyllum* sp. y *Rhus* sp., así como piñas y restos foliares de coníferas de la familia Pinaceae (López-Martínez *et al.*, 1993; Aréchaga *et al.*, 2011).

El paquete de lignitos xiloides  $\varepsilon$  presenta una potencia máxima de 5 m, aunque en la zona en la que fue muestreado tan solo afloraba unos 20 cm y se encontraba intercalado con materiales arcillosos de los cuales proviene la muestra  $\varepsilon$ -1. En la unidad superpuesta de terrígenos  $\varepsilon$ - $\varphi$ , de aproximadamente 2 m de potencia, se recogieron las muestras  $\varepsilon\varphi$ -1 a  $\varepsilon\varphi$ -4. Los sedimentos de la muestra  $\varepsilon\varphi$ -4, a techo de esta unidad, se encuentran cerca del límite con el paquete de lignito  $\varepsilon$ .

En la parte más alta de la sucesión, la secuencia  $\varphi$  está constituida por una unidad basal de lignito de unos 2 m de espesor y una unidad superior de terrígenos de más de 5 m erosionada en su parte más elevada. Areniscas, margas y arcillas blancas y otras con mayor contenido en materia orgánica forman esta unidad de terrígenos. La muestra  $\varphi$ -1 se tomó en el exiguo paquete de lignitos disponible mientras que las muestras  $\varphi$ -2 a  $\varphi$ -5 proceden de la capa de terrígenos.

### 3. Metodología y técnicas de trabajo

#### 3.1 Trabajos de gabinete

Una labor importante durante el desarrollo de esta Tesis Doctoral fue la búsqueda exhaustiva de bibliografía relacionada con el tema de estudio. Esto incluyó prácticamente cualquier aspecto de la Palinología de sedimentos cenozoicos. Especialmente se consultaron textos relacionados con Sistemática, Paleoecología, Paleoclimatología, Paleobiogeografía, Tafonomía y Bioestratigrafía. También se han revisado obras sobre ecología y biogeografía de especies vegetales actuales, así como sobre la Geología de las cuencas cenozoicas ibéricas y europeas.

Se examinaron publicaciones de diferentes bibliotecas de España [Instituto Geológico y Minero de España (IGME), Facultad de Geología de la Universidad Complutense de Madrid, Real Jardín Botánico de Madrid (CSIC)], Francia [*Laboratoire de Paléoenvironnements* del *Institute des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISEM)*], Alemania [centro de investigación ROCEEH (*The Role of Culture in Early Expansions of Humans*) del *Senckenberg Forschungsinstitut* (Frankfurt)] y Reino Unido [*Robertson (UK) Ltd., CGG Services*].

Las publicaciones más recientes (a partir de los años 90), se descargaron de Internet desde bases de datos como *Science Direct*, *Georef*, *Biodiversity Heritage Library* (BHL) y *Taylor & Francis Online*. En los casos en los que fue posible, por tratarse de revistas de acceso abierto como *Climate of the Past*, *Acta Palaeobotanica* o algunos volúmenes de *Grana*, los documentos que resultaron de interés se obtuvieron directamente desde sus respectivos sitios web. También la plataforma *Research Gate* fue de gran utilidad como medio de obtención de artículos. Las revistas más consultadas han sido *Review of Palaeobotany and Palynology*, *Palaeogeography*, *Palaeoclimatology*, *Palaeoecology*, *Palaeontographica Abteilung B* y *Palynology*.

Diversas publicaciones anteriores a los años 90 se adquirieron en distintos sitios web de anticuarios y lugares especializados en los campos de la Geología y la Paleontología como *Lingua Terrae Books* (Amsterdam), *Antikvárrium.hu* (Budapest) y *Booklooker* (Düsseldorf).

La comparación de los palinomorfos encontrados con la descripción original de los autores de las diferentes especies y las figuraciones de las mismas fue un procedimiento

rutinario durante la realización del apartado de Sistemática. Para ello se consultaron tantas publicaciones como se citan en la descripción de cada taxón. Las fundamentales, por el número de especies nuevas descritas y por el enorme trabajo de síntesis que suponen, son las obras de Thomson & Pflug (1953), Krutzsch (1962c, a, b, 1963b, c, 1967, 1970b) y Stuchlik *et al.* (2001, 2002; 2009; 2014).

### **3.2 Trabajos de campo**

La Mina de As Pontes fue explotada para la extracción de lignitos desde la década de los 40. En la década de los 70 Endesa se hizo cargo de la explotación, que llegó a ser la mina a cielo abierto más grande de España. El lignito extraído fue empleado para su combustión en la central térmica de la localidad de As Pontes de García Rodríguez. El cierre de la mina se produjo en diciembre de 2007 y, a continuación, Endesa llevó a cabo un proceso de restauración de la zona que llevó a cubrirla por completo de agua. La recogida de muestras en la Cuenca de As Pontes se realizó entre mayo y julio de 2008, poco antes de que se iniciasen las obras de restauración. El muestreo fue propuesto al IGME por parte de la Dra. Carmina Nieto Olano, profesora de Geología y Edafología de la Escuela Técnica Superior de Ingeniería de la Universidad de Santiago de Compostela (USC), que actualmente desarrolla su actividad investigadora en el Laboratorio de Ingeniería e Impacto Ambiental del Instituto de Investigaciones Tecnológicas de la misma universidad. Ante el cierre de la mina y su inminente inundación, lo que suponía la imposibilidad de acceder a los sedimentos fosilíferos, se solicitó ayuda para realizar una excavación paleontológica de urgencia.

Se llevó a cabo un muestreo ordenado cubriendo una sección de aproximadamente 300 m de profundidad en la que se encontraban representadas todas las unidades reconocidas por ENDESA para referirse a cada una de las secuencias de lignito y del resto de litologías que alternan entre ellos (Fig. 3.1). Durante esta actividad, se contó con la ayuda del licenciado en Ciencias Geológicas por la Universidad de Oviedo José Ramón Valle García, que en la actualidad es el responsable de Medio Ambiente en el Centro Minero de As Pontes (ENDESA S.A.). Este nos indicó los niveles sedimentarios de mayor interés para la extracción de lignitos. Con su ayuda se recogió la serie estratigráfica completa de la cubeta occidental, ya que la oriental se encontraba en proceso de inundación.



Figura 3.1: Momento del muestreo en una de las unidades de lignitos de la Mina de As Pontes, en mayo de 2008.

Los ingenieros de ENDESA diferenciaron 19 unidades de lignitos en la cuenca, que recibieron nombres de letras griegas en la mitad superior de la serie sedimentaria y de latinas en la mitad inferior. Un potente paquete de lutitas y arenas denominado capa maestra, que se podía identificar en ambas cubetas, fue tomado como referencia para dividir el relleno de la cuenca en las mitades superior e inferior. La unidad de lignito situada en la parte más alta de la sección se denominó  $\phi$ , y las que se encuentran por debajo de ella se nombraron, en este orden, con las letras  $\epsilon$ ,  $\delta$ ,  $\gamma$ ,  $\beta$  y  $\alpha$ , siendo esta última la que se encontraba inmediatamente por encima de la capa maestra. Las unidades de lignito situadas en la mitad inferior de la serie se denominaron A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K y L, siendo A la dispuesta inmediatamente por debajo de la capa maestra, y L la más profunda de la cuenca. Entre los paquetes de lignitos alternaban unidades de naturaleza más detrítica, principalmente lutitas. Estas se denominaron con dos letras, que correspondían con las de los lignitos situados por encima y por debajo. Por ejemplo, la unidad arcillosa dispuesta entre las capas de lignito H y G recibió el nombre de H-G.

En total, se recogieron 107 muestras del conjunto de la serie. De cada nivel se tomaron entre 100 y 300 g de sedimento. Se utilizó un martillo de geólogo y un cincel para eliminar los primeros centímetros del perfil que se encontraban expuestos y eran, por tanto, susceptibles de contaminación por palinomorfos actuales. En los niveles de lignito con presencia de restos leñosos (lignitos xiloides), las muestras se tomaron evitando estos fósiles. El sedimento recogido se guardó en bolsas de plástico cerradas herméticamente que fueron sigladas con un rotulador indeleble. Las muestras se nombraron siguiendo un sistema de notación alfanumérica, en el que la primera(s) letra(s) hace referencia a la unidad de lignitos o de lutitas donde fueron recogidas (p. ej. B, E, D-C, H-G,  $\beta$ ,  $\epsilon$ ), y los dígitos que le siguen corresponden al nivel litológico. Así, la muestra I-5 corresponde a materiales muestreados en el quinto nivel individualizado sobre la unidad de lignitos I.

### **3.3 Trabajos de laboratorio**

En un laboratorio de Palinología se llevan a cabo procesos físico-químicos encaminados a la extracción de palinomorfos contenidos en rocas sedimentarias. Para ello, se elimina la fracción inorgánica de los sedimentos y se aíslan los microfósiles de naturaleza orgánica. Los elementos básicos comunes a todo laboratorio de Palinología incluyen una campana de gases, una centrifugadora, tubos de centrífuga, tamices de distintas luces de malla, una placa calefactora, un microscopio óptico, vasos de precipitado de diferentes tamaños, micropipetas, porta y cubreobjetos. Es necesario disponer de un sistema de almacenaje y recogida (o tratamiento) de residuos ácidos, básicos y de otros reactivos de laboratorio. Entre los reactivos más comúnmente utilizados se encuentran el agua destilada, los ácidos clorhídrico, fluorhídrico y nítrico, el reactivo de Schultze, el hidróxido de potasio, el hexametáfosfato de sodio y el bromuro de zinc. Estos dos últimos se emplean para la desfloculación de arcillas y para la concentración de palinomorfos mediante líquidos de diferente densidad, respectivamente. Su utilización no fue necesaria para el tratamiento de las muestras de este estudio ya que presentaban una concentración palinológica elevada. El uso de bata, guantes antiácidos, gafas protectoras y mascarilla de laboratorio fue habitual como medida de prevención de riesgos, siempre que se trabajó con ácidos.

El tratamiento físico-químico empleado para la extracción de palinomorfos de las muestras objeto de estudio de esta Tesis se ha basado en el protocolo clásico establecido, entre otros autores, por Phipps & Playford (1984) y Traverse (2007). Este se complementó con algunas modificaciones para conseguir una mayor eliminación de materia orgánica, que

constituye la principal dificultad a la hora de tratar lignitos o sedimentos con alto porcentaje de estos. Protocolos similares se emplean habitualmente para extraer palinomorfos de sedimentos pre-Cuaternarios. Las muestras se trataron en el Laboratorio de Palinología de Alicontrol S.A. (Madrid), del que fui responsable desde el año 2006 hasta el 2014 (Fig. 3.2). Las técnicas de laboratorio empleadas fueron aprendidas en el *Laboratoire de Paléoenvironnements* del ISEM (Montpellier) durante una estancia entre los años 2004 y 2005. Estas técnicas fueron puestas en práctica durante los ocho años de trabajo en Alicontrol S.A. y mejoradas a través de la experiencia propia y de la visita a diferentes laboratorios de Palinología como el del Departamento de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid, el del Departamento de Arqueología y Procesos Sociales del Instituto de Historia del CSIC (Madrid), el del Departamento de Geología, Geografía y Medio Ambiente de la Universidad de Alcalá de Henares y el del centro de investigación ROCEEH del *Senckenberg Forschungsinstitut* (Frankfurt).

El tratamiento se realizó dos veces para cada muestra. Durante la primera vez los sedimentos fueron intensamente oxidados causando diferentes grados de degradación y cambio de tamaño en los palinomorfos, lo cual hizo recomendable un segundo tratamiento en el que el proceso de oxidación se controló minuciosamente.

Las bolsas de plástico con las muestras se abrieron en el laboratorio y se procedió a obtener un fragmento de roca procedente de la parte interna de cada una, el cual no se encontraba en contacto con el exterior. Esta fracción fue machacada con la ayuda de un mortero de hierro hasta ser reducida a polvo. A continuación, se pesaron cantidades de entre 7,5 y 10 g de cada muestra para llevar a cabo la extracción de palinomorfos mediante tratamiento químico. Se trata de una cantidad pequeña, si la comparamos con las que habitualmente se utilizan para la extracción de palinomorfos a partir de otro tipo de sedimentos menos ricos en materia orgánica, que puede encontrarse entre 20 y 30 g. Sin embargo, el alto contenido en palinomorfos que, en general, presentaron las muestras de As Pontes, hizo que este peso se revelara como el más apropiado para llevar a cabo un tratamiento razonablemente rápido (entre 2 y 3 días) y, al mismo tiempo, poder obtener un residuo de suficiente volumen para permitir montar numerosas preparaciones palinológicas.

Para evitar posibles sesgos en los recuentos de palinomorfos derivados de un tratamiento diferencial de las muestras, todas ellas siguieron el mismo protocolo que se resume a continuación.





Figura 3.2: Laboratorio de Palinología de Alicontrol S.A.

### 3.3.1 Tratamientos químicos

Los palinomorfos conservados en las rocas recogidas se obtuvieron disolviendo la matriz mineral que los incluía. Las diferentes etapas del protocolo seguido en esta Tesis doctoral se han resumido en la Figura 3.3.

#### *Eliminación de carbonatos*

Bajo una campana de extracción de gases, los carbonatos fueron disueltos mediante la reacción con ácido clorhídrico (HCl) al 37%. Salvo excepciones, los sedimentos mostraron un contenido muy reducido de estos, lo que se tradujo en una nula reacción frente al HCl (ver Tabla 6.1). A pesar de ello, este paso del tratamiento fue repetido en todas las muestras para asegurarnos de que el posible contenido en carbonatos, por limitado que fuera, era eliminado. A continuación, los residuos fueron lavados con agua destilada y centrifugados a 2.000 r.p.m. para neutralizar los efectos del ácido hasta que se alcanzó un pH neutro, lo cual se conseguía después de aproximadamente 2 centrifugaciones. El pH se midió con un pH-metro.



### *1ª fase de eliminación de materia orgánica*

Los palinomorfos se encuentran en los sedimentos acompañados de otros componentes orgánicos que suponen un obstáculo a la hora de la lectura de las preparaciones palinológicas al microscopio óptico. Por ello, uno de los principales objetivos del tratamiento consistió en eliminar la fracción orgánica que no estaba constituida por palinomorfos: fitoclastos, zooclastos, materia orgánica amorfa y ácidos húmicos. Para la consecución de este objetivo fue necesario hacer reaccionar las muestras con hidróxido de potasio (potasa cáustica, KOH) al 10%. Esta base disuelve los ácidos húmicos y facilita la disgregación de la materia orgánica, lo cual resulta especialmente importante ya que a menudo los palinomorfos se encuentran fuertemente ligados al resto de componentes orgánicos. El proceso se llevó a cabo durante 15 minutos en una placa calefactora a temperaturas cercanas a la ebullición, agitando con varillas de vidrio para potenciar la acción de la base.

Tras esta primera fase, las muestras fueron retiradas de la placa calefactora y pasadas por un tamiz de luz de malla de 150  $\mu\text{m}$ . Con este proceso conseguimos deshacernos de toda partícula o artefacto que tenía un tamaño mayor de 150  $\mu\text{m}$  y que principalmente correspondían a restos orgánicos estructurados. Las muestras fueron lavadas sobre el tamiz con agua destilada hasta que apreciamos que a través del mismo sólo pasaba agua transparente. El volumen resultante, que estaba integrado por agua destilada, hidróxido de potasio y el residuo de la muestra, se vertió en un vaso de precipitado de 1000 ml y fue centrifugándose a 2.000 r.p.m. por partes (con el volumen que admitían los tubos de centrífuga) hasta ser decantado en su totalidad y desechados los sobrenadantes.

### *Eliminación de silicatos*

Para eliminar los materiales siliciclásticos de los residuos obtenidos tras la eliminación de carbonatos y materia orgánica se llevó a cabo una reacción con ácido fluorhídrico (HF) al 48%. Para ello, se extremaron las precauciones debido a la peligrosidad de este ácido. Se trabajó bajo una campana de gases con pared delantera de teflón, empleando mascarilla y guantes antiácidos. La reacción se produjo en un primer paso en un baño María durante una hora, removiendo continuamente los residuos con varillas de teflón. Seguidamente, estos se dejaron reposar en el ácido durante 12 horas más. Los sedimentos de la Cuenca de As Pontes presentan, en general, un contenido en silicatos reducido. A pesar de ello, los más clásticos reaccionaron violentamente con el HF (Tabla 6.1). El ácido fue eliminado una vez más

mediante dos centrifugaciones a 2.000 r.p.m. El sobrenadante se vertió en un recipiente de residuos ácidos inorgánicos para su posterior tratamiento por una empresa de gestión de residuos de laboratorio.

### *Eliminación de fluorosilicatos*

Como resultado de la reacción con HF, se suele formar en las muestras con contenido mineral un gel de fluorosilicatos de color blanquecino. Para eliminarlo es necesario disolverlo en HCl. Se empleó HCl al 20% en repetidos baños María a 100°C, cada uno de los cuales tuvo 15–30 minutos de duración. El HCl adquiere un color amarillento al disolver los fluorosilicatos. Esta solución fue centrifugada a 2.000 r.p.m. y el sobrenadante eliminado. Los baños María se repitieron hasta que el HCl quedó transparente, señal de que había dejado de disolver fluorosilicatos. Las muestras con mayor contenido mineral que habían mostrado una reacción más intensa en el paso anterior, requirieron hasta cinco baños María. El residuo fue entonces lavado con agua destilada y centrifugado a 2.000 r.p.m. hasta recuperar un pH neutro.

### *2ª fase de eliminación de materia orgánica*

La oxidación es un proceso común y complementario al uso de KOH en el tratamiento palinológico de los distintos tipos de carbón (incluido el lignito), que se utiliza para eliminar la parte más insoluble de la materia orgánica presente en este tipo de rocas sedimentarias (Brown, 2008). Normalmente, la cantidad de materia orgánica contenida en estas rocas aumenta con el grado de metamorfismo. Por esta razón, para el tratamiento de sedimentos turbosos que apenas han experimentado metamorfismo, los procesos oxidativos no suelen ser necesarios (Bruch & Pross, 1999).

El ácido nítrico ( $\text{HNO}_3$ ) fue el reactivo empleado para llevar a cabo la oxidación. Su utilización resultó ser el proceso más complicado de todo el tratamiento, ya que el  $\text{HNO}_3$  tiene un carácter oxidante muy fuerte y es capaz de degradar rápidamente la pared de esporopolenina de los palinomorfos.

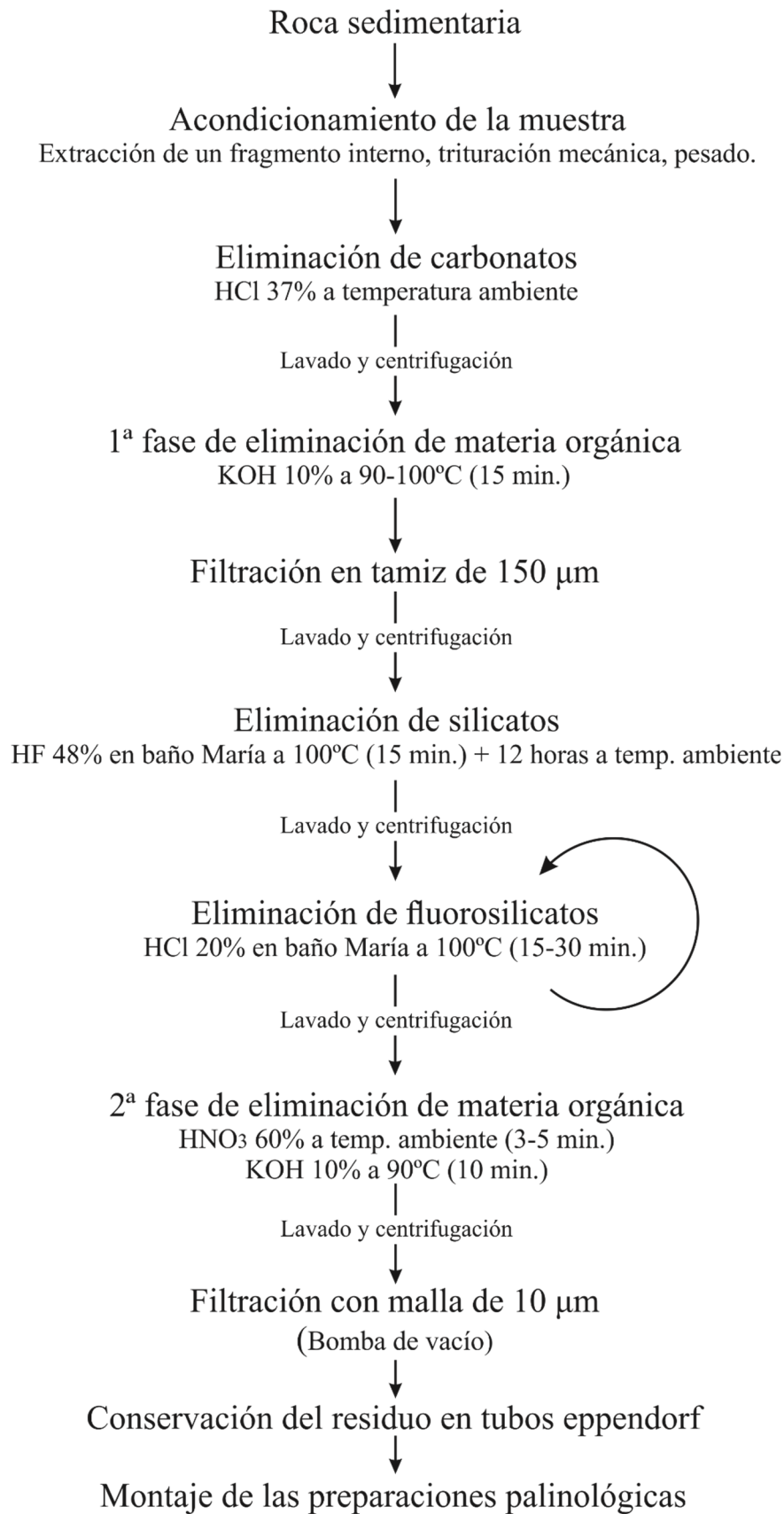


Figura 3.3: Esquema que muestra las fases del tratamiento palinológico utilizado para la extracción de palinomorfos de los sedimentos de la Mina de As Pontes.

Los escasos estudios que se han centrado en los efectos del  $\text{HNO}_3$  sobre los palinomorfos indican que el grado de degradación causada por oxidación depende directamente del tiempo de exposición al agente oxidante y de la resistencia específica de cada taxón (Brown, 2008; Jardine *et al.*, 2015). Hopkins & McCarthy (2002) llevaron a cabo un estudio de laboratorio en el que oxidaron palinomorfos contenidos en sedimentos pleistocenos del Atlántico Norte con peróxido de hidrógeno. Como resultado, observaron una degradación diferencial de ciertos grupos de palinomorfos y un notable descenso del contenido palinológico a medida que aumentaba el tiempo de exposición. Sin embargo, un mismo tiempo de exposición puede ocasionar efectos diferentes sobre los palinomorfos dependiendo de las condiciones fosildiagénicas experimentadas por los mismos. Así, el tipo de sedimento en el que las miosporas se conservan y los procesos de oxidación sufridos durante su historia tafonómica parecen afectarles particularmente. Batten (1991) indicó que esporas en excelente estado de conservación contenidas en carbón bituminoso adquirirían un color significativamente más claro si eran sometidas a un tratamiento breve con ácido nítrico, mientras que otros palinomorfos peor preservados bajo condiciones oxidantes, que por tanto ya habían experimentado cierta degradación durante su fase fosildiagénica, se veían muy poco afectados por el mismo tratamiento.

Así pues, la degradación de los palinomorfos expuestos al  $\text{HNO}_3$  es un efecto inherente al uso de esta técnica. El objetivo que se pretende alcanzar es un equilibrio entre la eliminación de la mayor cantidad posible de materia orgánica, y causar el menor daño posible a los palinomorfos. La experiencia demuestra que el tratamiento de oxidación debe ser específico para cada sedimento. Del mismo modo que no hay dos sedimentos estrictamente iguales, no se puede determinar *a priori* el tiempo de exposición más adecuado para tratar una muestra. Los protocolos establecidos tradicionalmente deben emplearse solo a modo de guía (Bruch & Pross, 1999). Algunos autores han llevado a cabo procesos de oxidación con  $\text{HNO}_3$  al 60% en rocas carbonáticas durante 30 minutos sin dañar excesivamente los palinomorfos (Peyrot, 2011). Bruch & Pross (1999) utilizaron ácido nítrico al 25-30% en lignitos cenozoicos, diluyéndolo progresivamente con agua destilada durante 24 horas y obtuvieron igualmente buenos resultados.

A pesar de la dificultad que esta reacción implica, su realización fue indispensable, ya que a menudo sin este paso los palinomorfos permanecían ligados a fragmentos de fitoclastos de gran tamaño (50–100  $\mu\text{m}$ ), quedando parcial o totalmente ocultos a la vista en las preparaciones palinológicas.

En los sedimentos de As Pontes, oxidaciones con HNO<sub>3</sub> al 98% superiores a los 3 minutos de duración, o al 60% de más de 10 minutos, han sido suficientes para degradar significativamente los conjuntos palinológicos. La técnica que mejores resultados nos ha proporcionado ha sido una reacción con HNO<sub>3</sub> al 60% a temperatura ambiente durante 3–5 minutos. Durante la misma, se removió continuamente con varillas de vidrio. Transcurrido este tiempo, la reacción se detuvo añadiendo agua destilada, centrifugando tres veces a 2.000 r.p.m. y eliminando el sobrenadante.

Por otra parte, las muestras con contenido en pirita, al ser tratadas con HNO<sub>3</sub>, aumentaron su temperatura produciéndose efervescencia y emisión de dióxido de nitrógeno (NO<sub>2</sub>), un gas de color pardo, como resultado de la reacción de oxidación del hierro de la pirita a cationes ferrosos. Esto no afectó a los palinomorfos siempre y cuando el ácido nítrico se encontrara diluido al 60% y el tiempo de reacción no superara los 5 minutos.

Aunque no hemos llevado a cabo un estudio exhaustivo del grado de degradación en función del tiempo, sí se pueden extraer algunas conclusiones generales a partir del caso de As Pontes. Las alteraciones producidas por la oxidación han sido progresivas y han afectado de manera desigual a diferentes grupos de palinomorfos. Las esporas y otras estructuras fúngicas han sido el grupo menos afectado. Igualmente, las colonias de *Botryococcus* han resistido mejor que las miosporas. Las principales alteraciones reconocibles en las miosporas son las siguientes:

- Cambio de color
- Cambio de tamaño
- Degradación de la exina

El cambio de color de los palinomorfos tras un proceso de oxidación ha sido observado por varios autores. Jardine *et al.* (2015) señaló que las esporas de *Lycopodium* adquirirían un color amarillento después de ser tratadas con HNO<sub>3</sub> al 70% en frío durante una hora. Batten (1991) observó que una “breve” oxidación de las miosporas conservadas en lignitos hacía que adquirieran una tonalidad clara. Los conjuntos palinológicos de As Pontes han mostrado una pérdida de color gradual a medida que se prolongaba la exposición al HNO<sub>3</sub> (Fig. 3.4).

Después de realizar mediciones en 15 especímenes de diferentes especies para evaluar los efectos de la exposición a HNO<sub>3</sub>, hemos observado que oxidaciones de 10 minutos produjeron un aumento del tamaño de las miosporas de entre un 24 y 60% (Fig. 3.4).

Además, se observó un incremento gradual a medida que aumentaba el tiempo de exposición desde 5 hasta 10 minutos. Tratamientos superiores a 10 minutos no produjeron mayores magnitudes. A pesar del incremento de las dimensiones, las proporciones de los palinomorfos se mantuvieron más o menos constantes, de manera que su ratio P/E y morfología general continuaron siendo reconocibles. El aumento en el tamaño de las miosporas durante el tratamiento palinológico ha sido señalado por varios autores (Moore *et al.*, 1991; Bruch & Pross, 1999), aunque no como consecuencia del tratamiento con  $\text{HNO}_3$ , sino con el de reactivos alcalinos como el KOH.

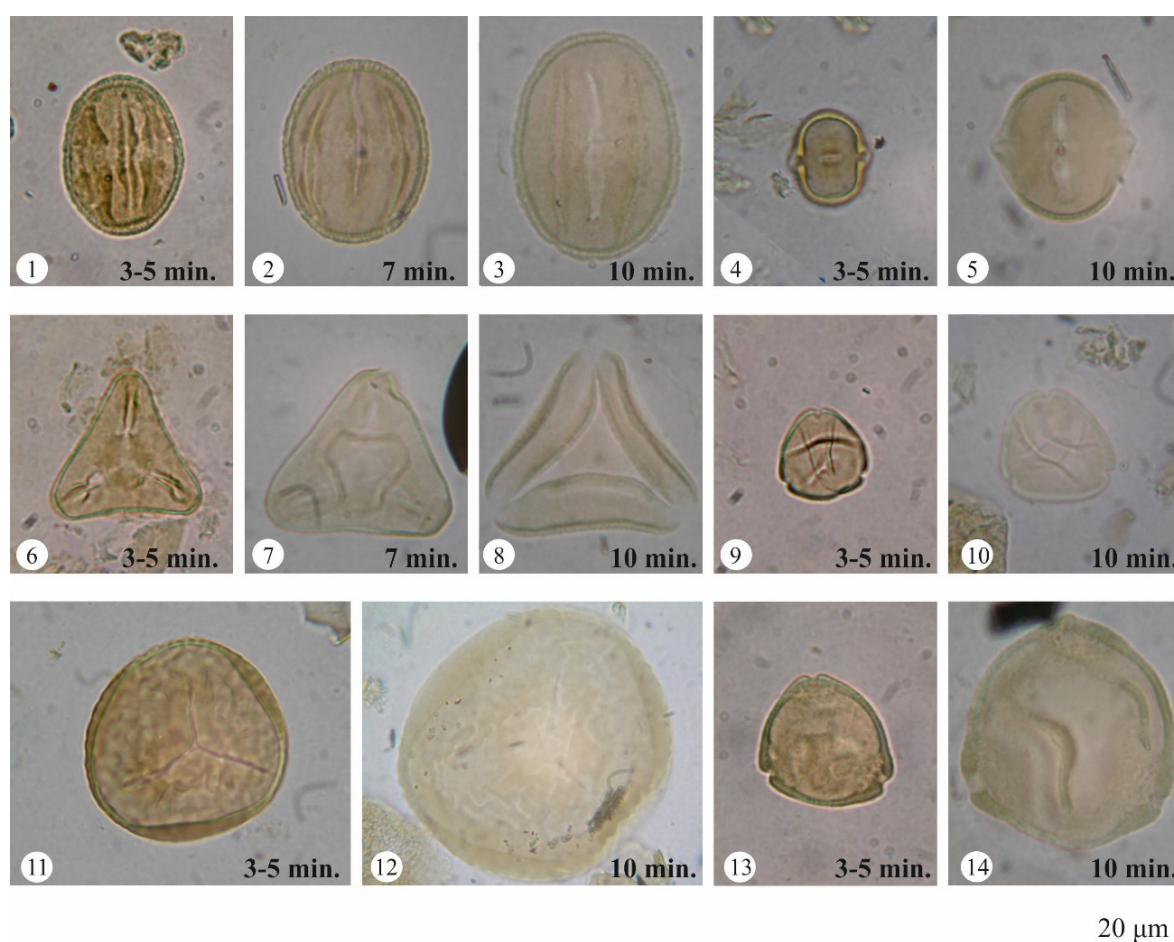


Figura 3.4: Degradación de palinomorfos por oxidación con  $\text{HNO}_3$  al 60% a temperatura ambiente sometidos a diferentes tiempos de exposición. Se observa que periodos de exposición por debajo de los 5 minutos no produjeron daños significativos sobre los palinomorfos (microfotografías 1, 4, 6, 8, 11 y 13). Periodos de tiempo superiores a 5 minutos ocasionaron una degradación progresiva de la exina (microfotografías 2, 3, 5, 7, 8, 10, 12, 14). 1-3: *Tricolporopollenites dolium*; 4-5: *Tetracolporopollenites cf. boureaui*; 6-8: *Gothanipollis cf. loranthoides*; 9-10: *Platycaryapollenites platycaryoides*; 11-12: *Camarozonosporites sp.*; 13-15: *Myricipites coryphaeus*.

La consecuencia más determinante de la oxidación a la hora de llevar a cabo los recuentos palinológicos ha sido la degradación de la exina de los palinomorfos. Esta se produjo de forma gradual a medida que aumentó la duración del proceso oxidativo. De nuevo, un tratamiento con  $\text{HNO}_3$  al 60% de hasta 5 minutos no provocó un deterioro significativo de la exina. La exposición al mismo reactivo durante 7 minutos produjo una importante degeneración de los elementos del téctum, que aparecieron atenuados al microscopio. Como consecuencia, la determinación del tipo de ornamentación se volvió extremadamente difícil, lo cual se tradujo en pérdida de información taxonómica. La exposición durante 10 minutos condujo a una mayor destrucción de la exina haciendo prácticamente imposible determinar la ornamentación (Fig. 3.4). La degradación afecta tanto a la sexina como a la nexina. Después del téctum, las aperturas también se ven atenuadas, especialmente los poros, cuyo contorno llega a ser inapreciable. Así, la apariencia del grano de polen queda completamente distorsionada. Los especímenes de *Tricolporopollenites dolium* de la figura 3.4 (microfotografías 1-3) ejemplifican este proceso. Después de 10 minutos de oxidación, los ejemplares parecen tricolpados en lugar de tricolporados y su identificación sería imposible si no se dispusiera de palinomorfos no oxidados con los que compararlos. Tratamientos de duración superior a los 10 minutos produjeron la desintegración paulatina de la exina y el amalgamamiento de los palinomorfos.

Tras este paso, se repitió el ataque con KOH al 10%. Esta reacción llevada a cabo después del  $\text{HNO}_3$  fue eficaz y supuso la eliminación de una mayor cantidad de materia orgánica. Esta se realizó a una temperatura cercana a la ebullición durante 5–10 minutos sobre una placa calefactora. Después se lavó la muestra con agua destilada y se centrifugó dos veces a 2.000 r.p.m. hasta alcanzar un pH neutro.

### 3.3.2 Tratamientos mecánicos

#### *Filtración*

Después del ataque químico de las muestras, estas se filtraron a través de un tamiz de luz de malla de 10  $\mu\text{m}$ , conservándose el remanente que quedó sobre el tamiz. Esto permitió eliminar los elementos orgánicos de tamaño inferior a 10  $\mu\text{m}$ . Esta filtración se llevó a cabo con la ayuda de una bomba de vacío, añadiendo agua destilada hasta que se dejaron de apreciar en la solución filtrada restos orgánicos que la oscurecieran.

Terminada la filtración, los residuos se conservaron en agua destilada en tubos *eppendorf* de 1,5 ml.

### 3.3.3 Montaje de las preparaciones

Los residuos palinológicos se montaron sobre glicerogelatina preparada con cristales de fenol para evitar el desarrollo de hongos. Este medio fue utilizado por su bajo índice de refracción, lo cual produce una menor distorsión óptica al estudiarse las preparaciones resultantes al microscopio óptico. Con una micropipeta p20 *Gilson Pipetman* se tomaron 5  $\mu$ l de residuo que se mezclaron con la glicerogelatina líquida sobre un portaobjetos ligeramente calentado sobre una placa calefactora. La mezcla fue cubierta con un cubreobjetos que a su vez fue sellado con parafina también en caliente.

## 3.4 Microscopía

Los recuentos de palinomorfos sobre los que se asientan los resultados de esta Tesis Doctoral se llevaron a cabo con microscopía de luz transmitida. De forma rutinaria se empleó un microscopio *Leica DME* (Fig. 3.5). Ocasionalmente, cuando la observación de ciertos detalles de los palinomorfos requería una mejor óptica, se empleó un microscopio *Olympus BX51*.



Figura 3.5: Microscopio óptico empleado durante la realización de este trabajo.



Los objetivos utilizados fueron los de 40x, 63x y, en menor medida y con la aplicación de aceite de inmersión, 100x. La mayor parte de las microfotografías que aparecen en las láminas de esta Memoria se tomaron con una cámara *Nikon Coolpix 5400* acoplada al microscopio *Leica*.

Con el fin de conseguir imágenes de detalle de algunas especies y completar la descripción taxonómica de las mismas, se llevó a cabo un estudio de microscopía electrónica de barrido en el Centro de Microscopía y Citometría de la Universidad Complutense de Madrid (Fig. 3.6). Como se comentará más adelante, también nos permitió obtener imágenes de varios taxones que hasta este trabajo no habían sido observados previamente al microscopio electrónico.

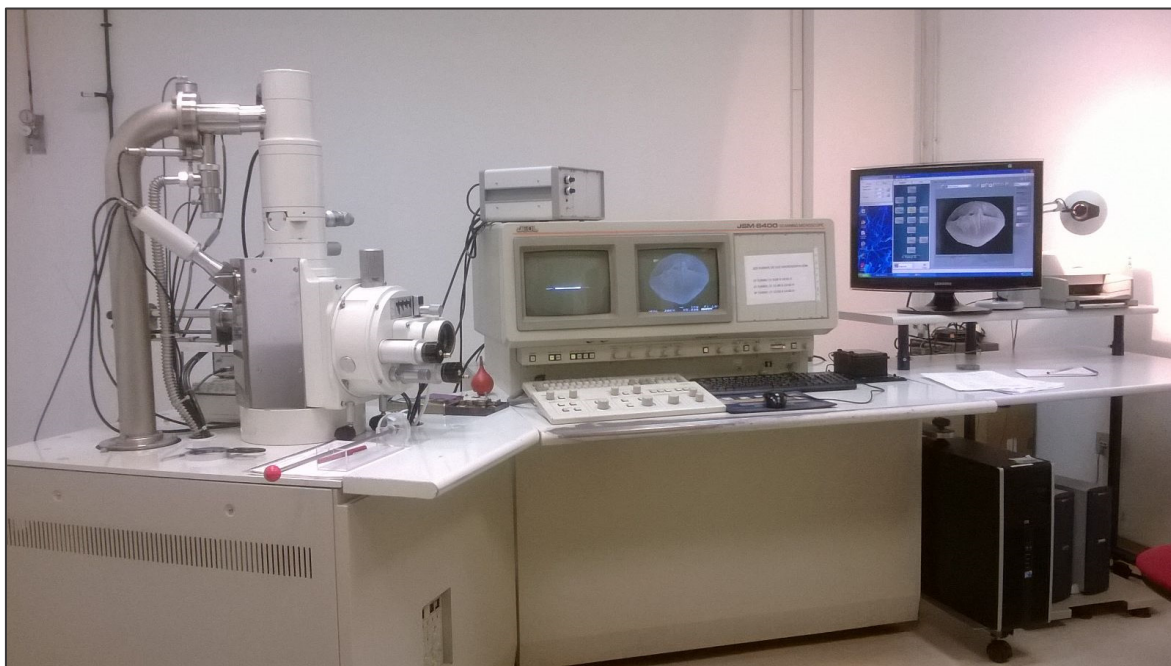


Figura 3.6: Microscopio electrónico JEOL JSM 6400 empleado para el estudio de algunas de las especies identificadas en As Pontes.

Para el montaje de los cilindros para el SEM, se seleccionaron los palinomorfos que se pretendía analizar en detalle. Sobre un portaobjetos se pusieron unas gotas de glicerina sobre las que se vertió, con la ayuda de una micropipeta, un volumen de 1–5  $\mu$ l de residuo de muestras seleccionadas por su alto contenido palinológico. La glicerina se distribuyó uniformemente por el portaobjetos para formar una capa del menor espesor posible. En un microscopio dotado con objetivos 5x y 10x, con la punta de un alfiler se seleccionaron uno

a uno los palinomorfos a estudiar. La viscosidad de la glicerina permite que, mediante un movimiento continuado de acercamiento a estos con el alfiler, queden adheridos a este. A continuación, se dispusieron sobre una membrana *Millipore FGLP* de 13 mm de diámetro y 0,2  $\mu\text{m}$  de tamaño de poro. Se añadió etanol puro sobre esta para disolver la glicerina, que impediría la correcta observación al microscopio electrónico. La membrana se montó sobre un cilindro metálico sobre el que previamente se había colocado una cinta adhesiva de doble cara. Esta técnica fue descrita por Tomb (1982) y con ella se puede lograr un resultado similar al que se obtiene mediante el uso de micromanipuladores mecánicos.

Los cilindros con la membrana adherida fueron sometidos a un recubrimiento de evaporado de carbono (grafito) seguido de otro de oro (Fig. 3.7). De este modo, al introducir la solución con palinomorfos en el SEM se forma un plasma de naturaleza conductora sobre la muestra, que permite obtener una imagen de alta resolución de los ejemplares a estudiar.



Figura 3.7: Cilindros metálicos con la membrana Millipore metalizada adherida sobre ellos. Sobre la membrana, dividida en triángulos, se dispusieron los palinomorfos seleccionados.

### 3.5 Identificación y recuento palinológico

En Palinología del Cenozoico existen dos escuelas de nomenclatura taxonómica aplicables a las miosporas: la neobotánica y la parataxonómica. Ambas implican conceptos diferentes, ya que la primera considera a las esporas y los granos de polen fósiles como partes de una planta, mientras que la segunda las considera como entidades independientes (Bruch, 2004). La nomenclatura neobotánica asigna a los palinomorfos fósiles nombres de taxones que existen en la actualidad, por lo que se asume que tienen una relación de parentesco. Estos

nombres pueden ser empleados tanto para un individuo completo que viva en la actualidad, como para cualquier resto fósil relacionado con el mismo. El uso de la nomenclatura botánica en el estudio de sedimentos anteriores al Cuaternario implica una determinación a nivel genérico o de familia, lo cual puede conducir a la pérdida de información paleoecológica y bioestratigráfica.

Por su parte, la nomenclatura parataxonómica normalmente atribuye nombres que hacen referencia a algún carácter morfológico de los palinomorfos, o a un género actual con el cual presentan afinidad. Estos nombres se emplean exclusivamente para designar palinomorfos fósiles, cuya diversidad morfológica puede ser traducida en la creación de tantas especies como sea útil y necesario.

En estudios palinológicos de edades anteriores al Neógeno, la utilización de la nomenclatura parataxonómica se hace indispensable, ya que la relación filogenética de los palinomorfos fósiles con taxones actuales es más difusa a medida que la edad de los materiales estudiados aumenta. Esta es la razón por la que en esta Tesis Doctoral hemos empleado la Parataxonomía. Únicamente se han utilizado nombres de taxones actuales en casos excepcionales en los que, pudiéndose indicar la afinidad botánica, los palinomorfos no habían sido descritos previamente.

Las reglas a la hora de asignar nombres a especies fósiles vienen marcadas, al igual que para especies actuales, por el Código Internacional de Nomenclatura Botánica (CINB), adoptado en su última versión en el XVIII Congreso Internacional de Botánica de Melbourne en 2011. Debido al enorme volumen de publicaciones palinológicas existente, que se incrementa sin cesar, se describen continuamente nuevas especies y otras son traspasadas de un taxón a otro, por lo que a veces la aplicación del CINB puede resultar complicada. Para una discusión de los problemas históricos de la Taxonomía palinológica del Cenozoico, el lector se puede remitir a Boulter & Wilkinson (1977).

El traslado de una especie de un género a otro (nueva combinación) se lleva a cabo porque la especie en cuestión no encaja con las características del género de origen, porque el género de origen no se encuentra válidamente publicado, o porque el género de destino tiene prioridad taxonómica. Para otro tipo de transferencias, hemos seguido el criterio de autores como Stuchlik *et al.* (2014), según el cual se consideran válidas las nuevas combinaciones en las que el género de destino proporciona información adicional acerca de la afinidad botánica de la especie. Así, por ejemplo, la transmisión de *Tricolporopollenites*

*marcodurensis* Pflug & Thomson a *Parthenopollenites* Traverse realizada por Traverse (1994) se encuentra justificada ya que el nuevo género aporta información acerca de la afinidad botánica (*Parthenocissus*) de las especies incluidas en él. Por el contrario, el traspaso de *Tricolporopollenites crassiexinus* Krutzsch & Vanhoorne al género *Retitricolporites* Van der Hammen llevada a cabo por Roche (1982), el de *Tricolporopollenites marcodurensis* a *Retitricolporites* por Roche & Schuler (1976) o el de *Verrutricolporites theacoides* Roche & Schuler a *Tricolporopollenites* Pflug & Thomson por Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło en Stuchlik *et al.* (2014), no están justificados ya que los géneros de destino no proporcionan ninguna información taxonómica adicional. A pesar de que resultaría útil, no podemos considerar válidas ciertas transferencias, como la de *Trivestibulopollenites betuloides* Pflug a *Betulaepollenites* Potonié realizada por Nagy (1969), ya que *T. betuloides* es la especie tipo del género y no puede ser trasladada a ningún otro de acuerdo a las reglas del CINB.

En el capítulo de sistemática paleontológica se han considerado los siguientes aspectos en la descripción de cada uno de los taxones identificados:

- Nombre (familia, género y/o especie) seguido del autor o autores que lo describieron.
- Sinonimia abreviada que incluye la cita de la publicación original en la que fue descrito, así como las de las publicaciones en las que experimentó algún tipo de modificación taxonómica. Además, en las especies identificadas previamente en la Cuenca de As Pontes por Cavagnetto (2002), se han añadido las citas de esta autora.
- Descripción detallada.
- Principales citas en el Cenozoico, fundamentalmente en Europa.
- Afinidad botánica, cuando ésta es conocida.
- Distribución estratigráfica y abundancia.

En las referencias indicadas en la sinonimia se incluye el año de publicación del trabajo en el que se describió el taxón, o se llevó a cabo una modificación taxonómica del mismo; el nombre de cada uno de ellos, respetando la ortografía y el criterio taxonómico del autor que la creó o modificó, seguido del nombre de su autor; la página o páginas de la publicación

en las que se describe o modifica; la lámina o láminas en las que se figura, así como el número de figuración.

A lo largo de esta Tesis hemos usado los términos Paleotropical y Arctoterciario, ambos utilizados por primera vez por Engler (1882) y más tarde propuestos para designar el concepto de geofloras (Chaney, 1959; Mai, 1989; Mai, 1991). El primero ha sido empleado para referirnos a la flora que se desarrolló en buena parte de Europa desde el Cretácico Superior hasta el Mioceno Superior y cuyos parientes vivos más cercanos tienen hoy en día una distribución tropical. El segundo término se ha empleado para referirnos a la flora que, durante el mismo periodo de tiempo, ocupó latitudes más elevadas, la cual se considera ancestral de los actuales bosques mesófilos característicos de latitudes templadas.

Para la descripción de los taxones se ha empleado la terminología indicada por Punt *et al.* (2007) y Hesse *et al.* (2009).

En la nominación de algunas especies hemos empleado las siguientes abreviaturas o símbolos:

- cf. (*confer*) para indicar que el material estudiado era ligeramente diferente al de la especie original, de manera que tenemos dudas de que se trate de la misma.
- aff. (*affinis*) cuando se hace referencia a ejemplares notablemente diferentes a los de la especie original, teniendo la seguridad de que no se trata de la misma, aunque se considera a esta la más cercana.
- El símbolo “?” se ha añadido detrás del nombre genérico en los casos en los que la atribución a dicho género fue dudosa.

Actualmente, las relaciones de parentesco entre las especies botánicas están siendo establecidas a partir de clasificaciones filogenéticas basadas en caracteres moleculares que han modificado sustancialmente las clasificaciones anteriores del reino vegetal, como por ejemplo, las clásicas de angiospermas de Takhtajan (1969), Cronquist (1981) y Heywood (1985). En esta Memoria se ha seguido, en el caso de las angiospermas, la clasificación establecida por el *Angiosperm Phylogeny Group*, APG (APG II, 2003; APG III, 2009). Para el resto de clados hemos tenido en cuenta la del *Tree of Life Web Project* (Maddison *et al.*, 2007). En cada uno de los órdenes inferidos, las familias han sido ordenadas alfabéticamente y del mismo modo se ha procedido con los géneros en cada familia y las especies identificadas en el conjunto de los géneros.

Con el objetivo de conocer el número de palinomorfos que debían ser contabilizados para que los recuentos fueran estadísticamente significativos, se elaboraron curvas de acumulación específica (Fig. 3.8). En ellas se representa, para cada ejemplar contabilizado (valor representado en el eje x), el número de taxones acumulados que se han determinado (valor representado en el eje y). Como resultado, los valores del eje x cuando la curva se aproxima a la asíntota horizontal reflejan el número de palinomorfos que se deben contar para alcanzar la riqueza específica máxima de la muestra (nº de taxones identificados, representados en el eje y).

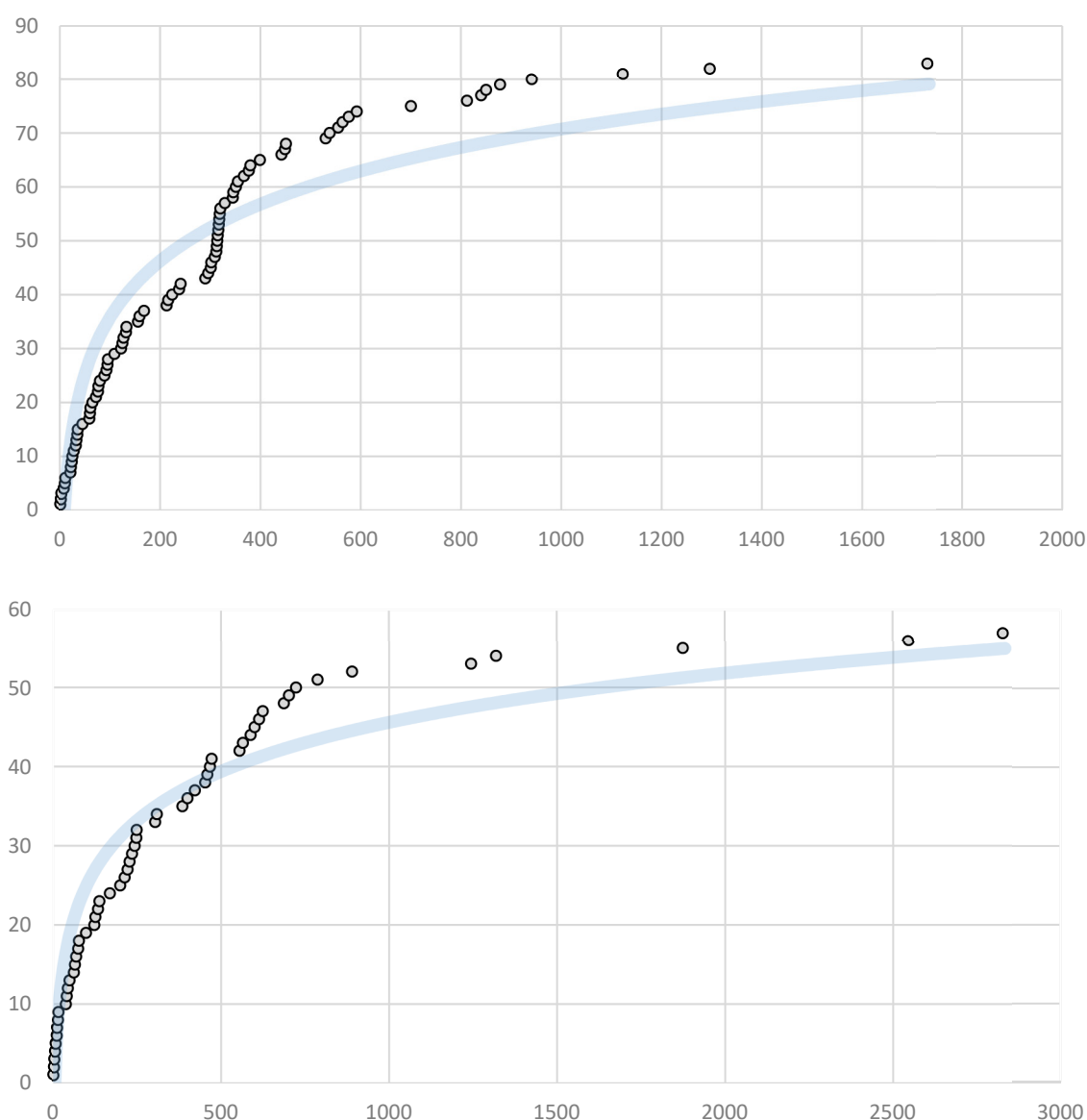


Figura 3.8: Curvas de acumulación específica de las muestras F-1 (arriba) y  $\delta$ -5 (abajo). En el eje X se representa el número de palinomorfos contabilizados mientras que en el eje Y se representa el número de taxones identificados.

Se calcularon las curvas de acumulación específica de cuatro muestras escogidas al azar (niveles I-4, F-1, A-8 y δ-5), que indican que recuentos de 1.000 palinomorfos son suficientes para obtener una representación de la diversidad del 90-95%. Siguiendo esta indicación, se realizaron escrutinios mínimos de 1.000 especímenes en 94 de las 101 muestras con contenido palinológico, habiendo superado ampliamente esta cifra en la mayoría de ellas (Tabla 6.1). En las siete muestras restantes se contaron entre 310 y 981 debido a que presentaban un contenido palinológico limitado.

### 3.6 Estudios cuantitativos

El contenido o riqueza palinológica, expresado en número de palinomorfos por gramo de sedimento, se ha calculado siguiendo el método propuesto por Cour (1974). En primer lugar, se averiguó el porcentaje de volumen de residuo estudiado para cada muestra ( $F\%$ ) mediante la siguiente fórmula:

$$F\% = \frac{v \times l}{V \times L} \times 100$$

donde  $v$  es el volumen de residuo utilizado para montar las preparaciones palinológicas (en este caso varía entre 5 y 10  $\mu\text{l}$  dependiendo de la muestra);  $l$  es la superficie barrida de la preparación en la que se lleva a cabo el recuento palinológico;  $V$  es el volumen total de residuo;  $L$  es la superficie total de la preparación.

Una vez conocido el porcentaje de volumen de residuo analizado ( $F\%$ ), la riqueza palinológica puede expresarse como:

$$RP = \frac{n \times 100}{m \times F\%}$$

donde  $n$  es el número de palinomorfos contabilizados en la preparación y  $m$  es el peso del sedimento utilizado en el tratamiento de la muestra. Los valores de riqueza palinológica de cada una de las muestras estudiadas se presentan en la Tabla 6.1 del apartado de resultados.

El cálculo de los porcentajes relativos de cada taxón así como la representación de los resultados en diagramas palinológicos se han llevado a cabo con el programa *Tilia* versión 2.0.41 (Grimm, 2015). Este tipo de diagramas fue introducido por primera vez por Von Post (1916) en un estudio de sedimentos holocenos que actualmente suele aceptarse como el origen del análisis palinológico (Traverse, 2007). Los diagramas palinológicos



(habitualmente denominados diagramas polínicos en estudios del Cuaternario) son una herramienta de gran utilidad en Palinología para facilitar la visualización de cambios en el registro fósil cuando se trabaja con asociaciones de gran diversidad y con un elevado número de muestras. Su uso se encuentra también extendido para la interpretación de los resultados en términos bioestratigráficos.

La asociación micropaleontológica de cada nivel representa una imagen fija de la vegetación que se desarrolló en la cuenca en el lapso de tiempo en que se depositó dicho sedimento. No disponemos de evidencias directas de lo que ocurrió en los intervalos de tiempo entre la deposición de las muestras. No obstante, el muestreo realizado proporciona una resolución razonable para llevar a cabo una adecuada interpretación de la dinámica de la vegetación, motivo por el cual se decidió construir diagramas palinológicos porcentuales en los que cada nivel se encuentra unido al siguiente por una línea de extrapolación en lugar de diagramas de barras.

El cálculo de la abundancia relativa de cada taxón se llevó a cabo sobre la base de tres sumas palinológicas diferentes:

- Suma base: Resultante de la suma de todos los palinomorfos excepto los bisacados y las esporas de briófitos, pteridófitos, algas y hongos. Esta suma se utilizó como base porcentual para calcular la abundancia relativa de todos los taxones, exceptuando los excluidos.
- Suma 1: Resultante de la suma de todos los palinomorfos excepto las esporas de algas y hongos. Esta se utilizó como base porcentual para calcular la abundancia relativa de los palinomorfos bisacados, así como de los briófitos y pteridófitos.
- Suma 2 (Suma total): Inferida a partir de la suma de todos los palinomorfos contabilizados sin ninguna excepción. Se empleó como base porcentual para calcular la abundancia relativa de los taxones de algas y hongos.

Con esta forma de calcular la abundancia relativa de los distintos grupos de taxones se pretende obtener una imagen global de la vegetación de la cuenca, evitando, al menos parcialmente, sesgos en los resultados introducidos por la sobrerrepresentación de taxones extremadamente locales (esporas de pteridófitos y briófitos) y extra-regionales (principalmente los bisacados). Los granos de polen bisacados son especialmente susceptibles al transporte por el viento desde zonas alejadas al lugar de deposición, incluso

más que el resto de palinomorfos producidos por plantas con polinización anemófila (Faegri & Iversen, 1989; Ertl *et al.*, 2012). Como resultado, su abundancia relativa en los sedimentos puede variar por cambios en la dirección del viento. Si además tenemos en cuenta que la producción de polen bisacado es superior al de cualquier otro tipo de palinomorfo (Traverse, 2007), se entiende que puedan introducir *ruido* en los diagramas palinológicos. Numerosos autores no consideran los granos bisacados en las sumas palinológicas para evitar que su sobrerrepresentación enmascare los porcentajes del resto de taxones (Fauquette *et al.*, 1998a; Barrón *et al.*, 2006a; Jiménez Moreno *et al.*, 2010).

A la hora de especificar la abundancia de cada taxón en los distintos niveles en los que aparece, hemos seguido el siguiente criterio semicuantitativo que hace referencia a su porcentaje respecto a la suma base con la que ha sido calculado:

- Puntual, esporádica, rara: <1%
- Común: 1–5%
- Abundante: >5–25%
- Dominante: >25%

### 3.7 Análisis estadísticos

#### 3.7.1 Estudio de la diversidad

Existen numerosos métodos para estimar la diversidad de una comunidad ecológica. Entre ellos, el más antiguo y simple de todos ellos es el número de taxones identificados en cada nivel. Este valor se denomina riqueza específica o riqueza taxonómica [*species richness* o *pollen richness*, Birks *et al.* (2016)] y tiene una gran utilidad debido a que puede ser comparado con otros estudios, ya que ha sido ampliamente utilizado y a menudo se indica en los análisis palinológicos. Sin embargo, tiene el inconveniente de que es dependiente del número de especímenes identificados en la muestra, de manera que aumenta a medida que se incrementan los especímenes contabilizados. Como se ha mencionado anteriormente, según los cálculos a partir de las curvas de acumulación específica, en los conjuntos palinológicos de As Pontes el valor de riqueza específica representa entre el 90 y el 95% de la diversidad real que existió en la paleovegetación.

Los índices de diversidad como el de Shannon o el de Simpson tratan de paliar el sesgo inherente de la riqueza como indicador de la diversidad real y se aproximan a la misma combinando la riqueza específica y la abundancia relativa de cada taxón en una unidad definida de estudio, en nuestro caso cada conjunto palinológico (Magurran, 2003; Birks *et al.*, 2016). De todas formas, los resultados obtenidos con este índice son igualmente relativos, ya que los palinomorfos no son organismos, de manera que un mismo pie de planta puede producir cientos de millones de ellos cada temporada. Además, experimentan sesgos tafonómicos debido a los procesos de producción, transporte y preservación, que fueron diferentes en cada taxón identificado. Para tener un acercamiento alternativo a la diversidad aparte de la riqueza específica, hemos seleccionado el índice de Shannon, que ha sido calculado en cada una de las muestras estudiadas empleando la siguiente fórmula:

$$H = -\sum p_i \ln p_i$$

donde

$$p_i = n_i/N$$

$n_i$  es el número de especímenes por especie

$N$  es el número total de especímenes en la muestra

Si se analizan los ecosistemas actuales, el valor de este índice se encuentran entre 0, para las asociaciones constituidas por un único taxón, y 5 para aquellas que consisten en un número elevado de taxones, aunque habitualmente se encuentra en el intervalo entre 1,5 y 3,5. Beerbower & Jordan (1969) consideraron que, cuando es aplicado a conjuntos paleontológicos, el índice de Shannon indica una diversidad baja cuando es menor de 0,6, una moderada si se encuentra entre 0,6 y 1,0 y una alta cuando es superior a 1,0.

### 3.7.2 Análisis de correlación

Para averiguar si existe una relación de dependencia estadísticamente significativa entre el contenido palinológico de las muestras (variable cuantitativa) y el contenido en materia mineral (variable cualitativa) hemos empleado la prueba estadística de correlación no paramétrica para muestras independientes U de Mann-Whitney. Se ha llevado a cabo mediante el programa *SPSS* tomando un nivel de significancia de 0,05. Esta prueba es la versión no paramétrica de la conocida t de Student, de uso obligado en este estudio debido a que la variable cuantitativa (contenido palinológico) no sigue una distribución normal en las

muestras a comparar, como se comprobó tras una exploración mediante el *SPSS* (prueba de normalidad Kolmogorov-Smirnov). Para estimar el contenido siliciclástico de los sedimentos hemos tomado como indicador indirecto la intensidad de la reacción de los mismos frente al ácido fluorhídrico durante el tratamiento de laboratorio. Así pues, la variable categórica es el contenido mineral, que tiene dos rangos: “1” (reacción con HF = alto contenido mineral) y “0” (no reacción con el HF = bajo contenido mineral). Se elaboraron las siguientes hipótesis a contrastar:

- $H_1$  (hipótesis alternativa): Existe una diferencia significativa entre la distribución del contenido palinológico en las muestras con mayor volumen siliciclástico (que han tenido una reacción intensa con HF), y las que lo tienen reducido (que no han mostrado reacción frente al HF).
- $H_0$  (hipótesis nula): No existe una diferencia significativa en la distribución del contenido palinológico de ambos tipos de sedimento.

Para establecer posibles relaciones de dependencia entre diferentes taxones, se han llevado a cabo análisis de correlación de Pearson. Esta medida también se ha llevado a cabo con el programa *SPSS*, considerando los valores porcentuales de cada taxón como variables cuantitativas.

### 3.7.3 Análisis factorial multivariante

Durante el presente estudio palinológico hemos contabilizado 242.084 palinomorfos que corresponden a cientos de taxones con abundancias relativas que varían a lo largo de 107 muestras analizadas. Esto supone una gran cantidad de información cuantitativa que puede resultar difícil de manejar e interpretar en términos paleoecológicos o de evolución de la vegetación a lo largo del tiempo. Para reducir la dimensionalidad del conjunto de datos hemos aplicado el Análisis de Componentes Principales (ACP). El objetivo de esta técnica es detectar la correlación entre muestras o taxones que no muestran una relación evidente mediante simple inspección visual, e identificar los principales factores responsables de los cambios porcentuales de los taxones. Un aspecto clave en la utilización del ACP es la interpretación de los factores que explican la variabilidad, ya que esta no es proporcionada por el método, sino que debe ser inferida por el investigador a partir del conocimiento del funcionamiento general de los ecosistemas vegetales. La utilidad del ACP y otros métodos

estadísticos de síntesis de la información, como el análisis de correspondencias, para descubrir relaciones lineales o patrones en conjuntos palinológicos ha sido puesta de manifiesto en numerosos trabajos (Jolly, 1992; Utescher *et al.*, 2009b; Barrón *et al.*, 2010a; Peyrot *et al.*, 2011; Casas-Gallego *et al.*, 2015).

Hemos llevado a cabo dos ACP, el primero con los 17 taxones porcentualmente más importantes de toda la sucesión y el segundo ampliando la selección de taxones a 61 de los más abundantes, que agrupan a 132 especies. El cálculo estadístico se llevó a cabo mediante el programa *SPSS*. Este análisis ha mostrado una capacidad limitada para explicar gran parte de la variabilidad existente en los conjuntos palinológicos debida a cambios rápidos de la vegetación, pero ha sido de gran utilidad para interpretar su dinámica a largo plazo.

### **3.8 Reconstrucción cuantitativa de parámetros paleoclimáticos (*Coexistence Approach*)**

El clima es uno de los principales factores que controla la distribución de las especies vegetales. Esto ha sido indicado por diversos autores desde hace más de un siglo (Bailey, 1915; Walter, 1973; Siegmund-Walter, 2002; Blanco Castro *et al.*, 2005). Consecuentemente, los cambios en la vegetación pasada pueden reflejar cambios paleoclimáticos a diferentes escalas temporales.

Uno de los objetivos de esta Tesis ha sido llevar a cabo una estimación cuantitativa del paleoclima predominante en As Pontes durante el intervalo cubierto por la serie sedimentaria. Para realizar los cálculos paleoclimáticos se ha aplicado el método *Coexistence Approach* (CA), desarrollado por Mosbrugger & Utescher (1997), sobre los resultados de las 101 muestras con contenido palinológico. Este método se basa en la asunción de los siguientes supuestos:

1. Para cada taxón fósil existe uno actual que podemos considerar como el más cercano filogenéticamente. Este “pariente vivo más cercano” o *Nearest living relative* (NLR) puede ser identificado a partir del fósil en un porcentaje elevado de casos. Debido a que en paleontología la sistemática está basada en criterios exclusivamente morfológicos, el NLR será el taxón actual morfológicamente más parecido al fósil.

2. Basándonos en el principio de uniformismo fisiológico, el NLR será, además, el mejor análogo moderno en términos ecológicos (Mosbrugger, 1999; Tiffney, 2008). En otras palabras, los requerimientos ecológicos/climáticos de un taxón fósil son similares a los de su correspondiente NLR.
3. Los requerimientos climáticos de los NLRs se pueden calcular a partir de sus áreas de distribución actuales. Para ello se emplean datos de estaciones meteorológicas distribuidas por todo el mundo.

Como tales, estos supuestos se asumen sin tenerse la certeza de que son siempre verdaderos, siendo este el principal foco de algunas críticas recibidas (Grimm & Denk, 2012; Grimm *et al.*, 2016; Grimm & Potts, 2016). Se pueden hacer objeciones similares a otros métodos de reconstrucción paleoclimática a partir de asociaciones vegetales, algunos también empleados con floras neógenas como el *Climatic Amplitude* (Fauquette *et al.*, 1998a) y otros con cuaternarias como el *Mutual Climatic Range* (Thompson *et al.*, 2012a; Thompson *et al.*, 2012b) o el *Coexistence Likelihood Estimation* (CRACLE) (Harbert & Nixon, 2015).

Algunas de las críticas recibidas por el CA se refieren a aspectos metodológicos que son mejorables:

- Sería recomendable obtener más información climática (y de mayor calidad) de los hábitats de las especies actuales para calcular sus rangos climáticos con una mayor precisión.
- Para aplicar este método a conjuntos paleobotánicos paleógenos convendría mejorar nuestro conocimiento de la afinidad botánica de las especies fósiles, que disminuye a medida que aumenta la edad de los sedimentos.
- Sería deseable disponer de un mayor conocimiento de posibles cambios en los requerimientos climáticos de linajes a lo largo del tiempo, es decir, casos concretos en los que el admitido uniformismo fisiológico no se cumple.

Sabemos de las limitaciones de cualquier procedimiento de reconstrucción paleoclimática a partir de plantas fósiles. La distribución de las especies no solo ha estado

controlada por el clima, sino que otros factores bióticos y abióticos como la resiliencia de las especies ya establecidas, la litología del sustrato, la existencia de barreras geomorfológicas, la deriva continental, etc., también jugaron un papel importante. Los registros fósiles son incompletos. La ausencia de un taxón en los sedimentos no implica necesariamente que este no se encontrara presente. El principio actualístico, según el cual “el presente es la clave para entender el pasado”, hace tiempo que fue relativizado. Sin embargo, si no lo aceptamos con sus limitaciones, gran parte de las interpretaciones paleobotánicas no serían más que fantasías (Ferguson *et al.*, 1999; Tiffney, 2008). Consideramos que ninguno de los aspectos susceptibles de mejora mencionados anula la aplicabilidad del método CA, que actualmente se mantiene como una valiosa herramienta para el conocimiento del clima pasado. Así, diversos autores han mostrado su fiabilidad (Uhl, 2003; Mosbrugger *et al.*, 2005; Uhl *et al.*, 2006; Kvaček, 2007; Uhl & Herrmann, 2010).

La aplicación del CA implica la utilización del programa *ClimStat* y la base de datos *Palaeoflora* (Utescher & Mosbrugger, 2015). En esta última se establece la afinidad entre más de 3.000 taxones cenozoicos con sus correspondientes NLRs y se proporciona información de sus requerimientos climáticos (ver [www.Palaeoflora.de](http://www.Palaeoflora.de)). La base de datos se está actualizando continuamente. La versión de *Palaeoflora* que hemos empleado es la del año 2.014. *ClimStat* es un sencillo programa que emplea un algoritmo para extraer la información climática de un conjunto de taxones fósiles y obtener intervalos de coexistencia de siete parámetros paleoclimáticos: temperatura media anual (MAT), temperatura media del mes más cálido (WMT), temperatura media del mes más frío (CMT), precipitación media anual (MAP), precipitación media del mes más húmedo (MPwet), precipitación media del mes más seco (MPdry) y precipitación media del mes más cálido (MPwarm). Estos intervalos son rangos cuantitativos en los que todos o casi todos los taxones fósiles pudieron mantenerse dentro de sus requerimientos climáticos.

Para que el método proporcione intervalos de coexistencia estrechos se requieren al menos diez taxones fósiles cuyos NLR puedan ser establecidos (Utescher *et al.*, 2014). Esto ocurre en todos los niveles de As Pontes que presentan contenido palinológico.

Un aspecto crucial durante la aplicación del CA es la correcta identificación taxonómica y la calidad del establecimiento de los NLRs, ya que pueden tener un gran impacto en los resultados obtenidos (Utescher *et al.*, 2014). En este sentido, hemos



identificado una serie de taxones susceptibles de introducir sesgos en los intervalos de coexistencia debido a que su afinidad botánica se encuentra dudosamente establecida. Por ejemplo, los granos de polen de *Ericipites callidus*, *Ericipites ericius*, *Tricolporopollenites indeterminatus* y *Tricolporopollenites crassiexinus* han sido relacionados por diversos autores con distintos géneros, algunos de ellos con requerimientos climáticos notablemente diferentes. Para evitar estos sesgos, todos los palinomorfos de afinidad incierta y los que presentan analogías con más de una familia han sido eliminados del análisis. Cuando hemos indicado la vinculación con varios géneros de una misma familia, se ha empleado el rango de familia si los datos climáticos se encontraban disponibles en la base de datos *Palaeoflora* o, en su defecto, hemos empleado el género con un rango climático más amplio. Por otra parte, los taxones relictos presentan un área de distribución mucho más reducida de lo que fue en el pasado que, por tanto, no refleja su tolerancia climática ni el área de distribución potencial del taxón. Estos géneros de carácter relictos como *Cathaya*, *Disanthus*, *Eucommia*, *Sciadopitys* y *Sequoia* tampoco han sido considerados en los cálculos de reconstrucción paleoclimática (Utescher *et al.*, 2014).

Una vez obtenidos los intervalos de coexistencia para cada uno de los siete parámetros paleoclimáticos analizados, se ha procedido a comparar estos datos con la información climática global actual con el objetivo de localizar climas análogos en los que podría, potencialmente, desarrollarse a día de hoy la flora que existió en As Pontes. Para ello, se han elaborado mapas en los que se han representado las áreas continentales en las que se dan los valores dentro de los intervalos de coexistencia de As Pontes para cada uno de los parámetros climáticos. Se han creado mapas para seis parámetros: MAT, CMT, WMT, MAP, MPwet y MPdry. La información climática mundial de alta resolución se ha obtenido de la base de datos de *WorldClim* (Hijmans *et al.*, 2005), y las áreas con el clima que se halla dentro de los intervalos de coexistencia se han representado en mapas con el programa *ArcGis*. Se han seleccionado los rangos climáticos de coexistencia del periodo Chattiense ya que este muestra los mayores valores de riqueza específica y diversidad (Fig. 6.1). De todas formas, dada la homogeneidad climática que se ha estimado para todo el intervalo de tiempo estudiado (Tabla 6.3), los mapas mostrarían áreas muy similares para el Rupeliense y el Aquitaniense. Los seis mapas elaborados se han superpuesto y se han extraído los puntos en los que coinciden los valores climáticos de los seis intervalos de coexistencia analizados.

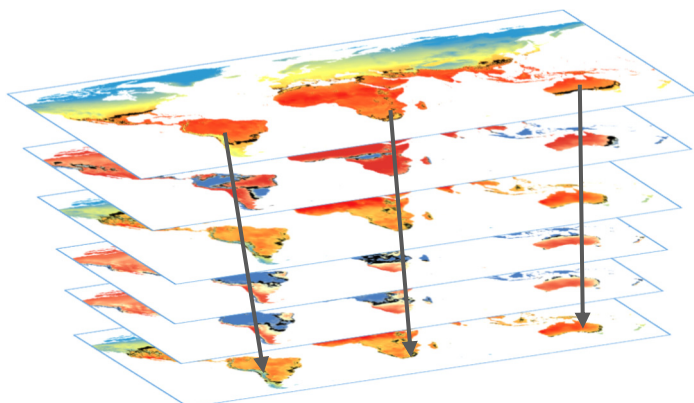


Figura 3.9: Representación del modo en que *ArcGis* ha comparado la información de todos los mapas elaborados y detectado los puntos en los que coinciden los valores de As Pontes para seis parámetros climáticos (MAT, CMT, WMT, MAP, MPwet y MPdry).

## 4. Características generales de los palinomorfos estudiados

Existe un consenso general acerca del uso del término “palinomorfo” para referirse a los microfósiles orgánicos que se encuentran en preparaciones palinológicas y que, por lo tanto, son resistentes a los ácidos clorhídrico y fluorhídrico. Esta definición incluye miosporas, esporas de algas y hongos, quistes de dinoflagelados, *lining* de foraminíferos, quitinozoos, escolecodontos, acritarcos y restos de materia orgánica estructurada y amorfa (Traverse, 2007). Todos estos elementos son objeto de estudio en Paleopalinología. En este apartado se definirán los tipos de palinomorfos identificados durante este estudio, así como los términos fundamentales empleados en esta Memoria para describirlos, que siguen el criterio de autores como Punt *et al.* (2007) y Hesse *et al.* (2009).

### 4.1 Grupos identificados

#### *Acritarcos*

Los acritarcos son protistas unicelulares fósiles que no pueden ser asignados a ningún grupo de organismos conocido (Strother, 1996). El grupo de los acritarcos fue propuesto por Evitt (1963) como un taxón informal en el que se incluyen formas de afinidad incierta al carecer de rasgos distintivos que permitan su clasificación como cualquiera de los otros tipos de palinomorfos mencionados. Por ejemplo, no pueden ser considerados dinoflagelados, ya que no muestran tabulación ni arqueópilo. Así pues, este grupo funciona como un “cajón de sastre” en Paleopalinología.

Los acritarcos están dotados de una pared compuesta de esporopolenina, un politerpeno extremadamente resistente a los agentes químicos (Moore *et al.*, 1991), que también aparece en otros grupos de palinomorfos como las esporas de algas y las miosporas. La composición química de esta sustancia les confiere un elevado potencial de preservación, razón por la cual pueden encontrarse en gran variedad de registros sedimentarios, especialmente en aquellos que no han experimentado una acusada oxidación.

La pared de los acritarcos puede ser simple o compuesta. En cualquiera de los dos casos carece de aperturas tipo colpo o poro típicas de las miosporas. Las morfologías que poseen son extremadamente variadas, pero por lo general consisten en un cuerpo central o teca que puede poseer desarrollos, apéndices y elementos esculturales, fundamentalmente

espinas. Su simetría puede variar entre esférica, radial, bipolar o irregular. Un aspecto esencial en la morfología de los acritarcos es tanto la organización geométrica de sus componentes, como la posición de los procesos y la ornamentación y su relación entre sí. Su tamaño puede variar enormemente entre 5 y 1.000  $\mu\text{m}$ , aunque la mayoría de especies conocidas se encuentran en un rango de 15–80  $\mu\text{m}$  (Strother, 1996).

Los acritarcos están relacionados con organismos microscópicos acuáticos que constituyeron la base de la cadena trófica durante el Proterozoico y el Paleozoico. Probablemente constituyen un grupo polifilético que incluye ancestros de algas cromofitas y cloroficeas (Strother, 1996). Su primer registro fósil data del Precámbrico, hace unos 1.400 Ma, si bien es cierto que las formas anteriores a 900 Ma son poco frecuentes (Traverse, 2007). Fueron especialmente abundantes en el Paleozoico inferior, presentando una marcada diversidad durante el Ordovícico y el Silúrico, periodos en los que muestran una gran importancia en estudios bioestratigráficos. Por el contrario, su uso para extraer inferencias paleoecológicas es muy limitado debido a su incierta afinidad taxonómica.

### *Esporas y restos fúngicos*

Las esporas de hongos, al igual que las de criptógamas vasculares, representan unidades de dispersión sexual o asexual dentro del ciclo vital de estos organismos. Además de esporas, en este estudio se han encontrado restos fúngicos que probablemente corresponden a esporangios, hifas y otras estructuras celulares de origen incierto.

Dependiendo de su forma de vida, los hongos pueden clasificarse como saprófitos, micorrizógenos, liquenizadores y parásitos. Pueden reproducirse sexual o asexualmente. En el primer caso se generan esporas que reciben diferentes nombres dependiendo del tipo de hongo y estructura que las produce (ascosporas, basidiosporas, zigosporas, etc.). En el segundo, se generan esporas asexuales denominadas conidios en los extremos de las hifas (Strasburger *et al.*, 2004). En el registro fósil, sin embargo, no se puede diferenciar entre estos tipos de células reproductoras, que reciben todas el nombre de esporas fúngicas (Elsik, 1996). Todas ellas, así como otras estructuras, tienen en común la presencia de quitina en sus paredes celulares. Este compuesto es el responsable de su preservación en los sedimentos y de su resistencia al tratamiento palinológico.

Las principales características de los palinomorfos fúngicos son su color, la presencia de septos y, con algunas excepciones, paredes sin estructuración visible al microscopio óptico. El color de las esporas puede ser transparente, amarillo, rojizo, marrón o negro, aunque el más común es el marrón oscuro opaco. La forma de las esporas puede ser muy variada. Normalmente, la pared posee más de una capa, aunque estas solo son diferenciables al microscopio electrónico. La parte más externa normalmente carece de ornamentación, aunque cuando se encuentra presente supone un rasgo taxonómico importante, al igual que su espesor. A partir de la capa más interna se originan los septos. En ellos se desarrolla siempre un poro. Las esporas pueden tener también otros tipos de aperturas que son alargadas y en forma de surco (Elsik, 1996).

El uso de palinomorfos fúngicos para obtener información paleoecológica se ha puesto de manifiesto en estudios de sedimentos cuaternarios (Van Geel, 1978; Van Geel *et al.*, 2003; Van Geel & Aptroot, 2006). También tienen potencial en bioestratigrafía, aunque el conocimiento taxonómico de estos fósiles necesita ampliarse (Elsik, 1996; Parsons & Norris, 1999).

A pesar de que hay evidencias de la existencia de representantes del reino fúngico desde el Precámbrico, es a partir del Jurásico cuando se empiezan a generar paredes de quitina en sus esporas, hifas y otras estructuras vegetativas que permitieron su entrada en el registro fósil (Traverse, 2007). Más concretamente, los restos fúngicos empezaron a ser abundantes a partir del Cretácico Inferior coincidiendo con la aparición de las angiospermas, lo cual parece indicar que ambos hechos se encuentran relacionados.

### *Esporas y colonias de algas*

Las algas son organismos fotoautótrofos acuáticos, que viven tanto en aguas dulces como salobres y marinas. Sus esporas representan distintas fases de su ciclo vital, que presenta una alternancia de generaciones con una fase haploide y otra diploide. Así, durante la reproducción sexual se generan esporas haploides mediante meiosis (meiosporas) en los esporangios. Por otra parte, durante la reproducción asexual se producen esporas mediante mitosis (mitosporas). Estas últimas pueden ser haploides o diploides, dependiendo del momento del ciclo vital en el que se encuentre el organismo parental, y son capaces de germinar para dar lugar a un nuevo individuo idéntico al original. En algunas especies, la esporopolenina forma parte de los compuestos de la pared de las esporas.

Los restos fósiles de algas más comunes en preparaciones palinológicas corresponden a esporas, aunque también pueden aparecer colonias. Las primeras muestran un rango de tamaño muy variable, de entre 5 y más de 200  $\mu\text{m}$ . Los registros más antiguos de esporas de algas corresponden al Precámbrico.

La mayor parte de las esporas identificadas en este estudio, y algunas de las más frecuentes en preparaciones palinológicas de sedimentos de origen continental, fueron producidas por algas verdes unicelulares y filamentosas de la familia Zygnemataceae (división Charophyta). Los representantes actuales de esta familia se encuentran entre las más comunes de los medios dulciacuícolas. Se desarrollan en aguas preferentemente someras, a menudo efímeras, estancadas y ricas en oxígeno (Van Geel, 1976; Van Geel & Van der Hammen, 1978; Zippi, 1998). Las esporas conservadas se generaron por reproducción sexual mediante conjugación, en cuyo caso se denominan zigósporas, o por reproducción asexual, denominándose aplanósporas, partenósporas o akinetes. En la mayoría de las especies fósiles, la diferenciación entre esporas sexuales y asexuales no es posible. La forma de las esporas de zignematáceas puede ser cuadrangular, elipsoidal, globosa, lenticular o cilíndrica. La pared suele estar constituida de tres capas, de las cuales tan solo la externa suele preservarse, debido a que está compuesta de esporopolenina. Esto ha facilitado su fosilización desde el Carbonífero hasta el Holoceno (Cobalht, 1996; Van Geel & Grenfell, 1996).

El género *Botryococcus* (división Chlorophyta) está integrado por algas unicelulares que se agrupan formando colonias. A pesar de tratarse de un taxón que existe en la actualidad, su uso para designar formas fósiles está ampliamente aceptado, ya que su morfología no ha experimentado modificaciones importantes desde el Paleozoico, o estas modificaciones no se han preservado en el registro fósil (Batten & Grenfell, 1996b). *Botryococcus* se reproduce principalmente mediante reproducción asexual, por fragmentación. Las colonias tienen un tamaño de entre 10 y 500  $\mu\text{m}$  de longitud y están formadas por células organizadas radialmente con paredes celulósicas. Durante los procesos de diagénesis, la celulosa y el contenido celular se degradan, pero la estructura de la colonia puede preservarse. Estas algas son habituales en masas de agua dulce con poco movimiento, en las que ocasionalmente pueden proliferar y cubrir gran parte de su superficie con una capa de varios centímetros de espesor (Guy-Ohlson, 1992). También se desarrollan en zonas encharcadas o, simplemente, en sitios con elevada humedad. Este género se conoce por su capacidad para sintetizar hidrocarburos (Banerjee *et al.*, 2002). Existe cierta controversia

acerca de las primeras evidencias fósiles de *Botryococcus*. Estas algas estarían ya presentes a partir del Precámbrico siendo su registro continuo a lo largo de todo el Fanerozoico (Guy-Ohlson, 1992). Sin embargo, algunos autores como Cobalth (1996) defienden su existencia solo a partir del Carbonífero.

### *Miosporas*

El término “miospora” fue introducido por Guennel (1952) para referirse a los granos de polen y esporas de briófitos y pteridófitos de tamaño inferior a 200  $\mu\text{m}$ , lo cual incluye a la inmensa mayoría del polen y esporas producidos por embriófitos (Traverse, 2007). En la actualidad, el término no es aceptado por todos los palinólogos, pero su uso se encuentra ampliamente extendido.

### *Esporas de briófitos y pteridófitos (sensu lato)*

Los briófitos son plantas no vasculares en las que el gametófito haploide constituye la fase dominante del ciclo vital. Sobre su extremo se desarrollan los órganos sexuales, que pueden encontrarse sobre un mismo eje, sobre ejes distintos de una misma planta o sobre individuos diferentes, pudiendo ser, así pues, hermafroditas, monoicos o dioicos, respectivamente. Los gametangios femeninos (arquegonios) producen ovocélulas que son fecundadas por las células espermáticas generadas en los gametangios masculinos (anteridios). El cigoto se desarrolla dando lugar a un esporófito no fotosintético que permanece unido al gametófito y forma un esporangio (cápsula) (Fig. 4.1). En este se diferencian las esporas mediante meiosis, que inicialmente forman una tétrade. Estas pueden considerarse isósporas, ya que todas las producidas son iguales.

En los pteridófitos, dependiendo del ciclo biológico del organismo por el que son producidas, las esporas pueden ser isósporas o heterósporas. En ambos casos son originadas en esporófitos que, a diferencia de lo que ocurre en briófitos, constituyen la fase dominante del ciclo vital de la planta. En helechos con un ciclo de vida isospórico, los esporangios formados sobre el esporófito producen isósporas haploides mediante meiosis. Estas son del mismo tamaño y dan lugar a protalos (gametófitos talosos macroscópicos de vida libre) independientes del esporófito. Sobre ellos se desarrollan gametangios femeninos (arquegonios) y masculinos (anteridios) que producen gametos para llevar a cabo la



fecundación y la formación del cigoto. Este se desarrolla y da lugar a un esporófito que se forma sobre el gametófito (Fig. 4.1).

Por su parte, los pteridófitos con un ciclo vital heterosporico, presentan esporangios productores de heterosporas. Las esporas de mayor tamaño (megasporas) generan gametofitos femeninos sobre los que se desarrollan únicamente arquegonios, y las esporas pequeñas (microsporas) dan lugar a gametofitos masculinos que forman anteridios. En las microsporas, al igual que ocurre en los espermatofitos, el gametofito es endosporico, es decir, se desarrolla en el interior de la pared de la espora.

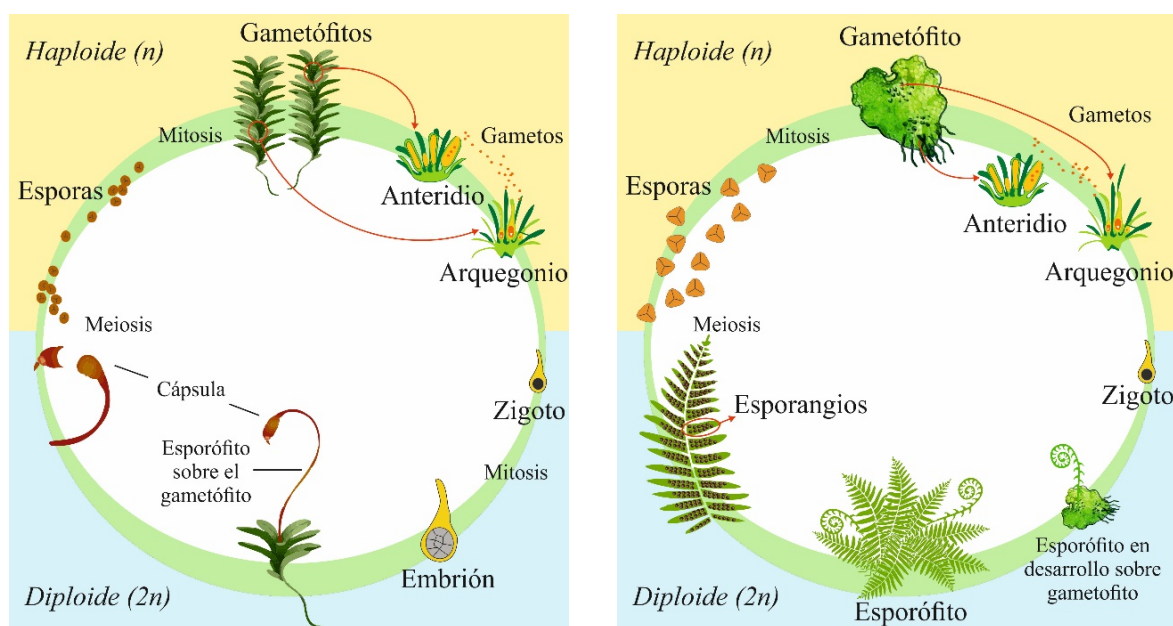


Figura 4.1: Ciclo biológico de un briófito (izquierda) y de un pteridófito isosporico (derecha).

Las esporas surgidas tras la meiosis se encuentran agrupadas en tétrades. La separación de los componentes de la tétrade produce una cicatriz o apertura en la cara de la espora que se encontraba en contacto con el resto de componentes (cara proximal). Según la morfología de esta apertura, las esporas pueden diferenciarse en triletas o monoletas. Las primeras tienen una apertura en forma de “Y” que consiste en tres radios que parten de un mismo punto en la zona central de la cara proximal. Las segundas poseen una apertura simple que consiste en un surco de forma alargada en la superficie.

Las esporas de briófitos y pteridófitos, si exceptuamos las megasporas de los pteridófitos heterosporicos, presentan un rango de tamaño similar al de los granos de polen, aunque su tamaño medio es ligeramente superior. Su pared está compuesta principalmente

de esporopolenina, y consta de una capa interna o endosporio y una externa o exosporio. Adicionalmente, puede encontrarse una capa superpuesta denominada perisporio que no siempre queda preservada en los especímenes fosilizados.

El primer registro de este tipo de esporas data del Ordovícico en el caso de las triletas, y del Devónico en el de las monoletas (Clayton & Coxon, 1999; Wellman & Gray, 2000), aunque ambos tipos experimentaron su mayor diversidad durante el Mesozoico. Hoy en día, los briófitos y pteridófitos suelen presentar mayoritariamente esporas monoletas y triletas, siendo las aletas (sin aperturas) mucho más escasas.

### *Granos de polen*

Los granos de polen forman parte del ciclo biológico de los espermatófitos. En su estado unicelular representan la micróspora de las plantas con semilla, mientras que en su fase multicelular constituyen la generación haploide microgametofítica encargada de producir los gametos masculinos (espermatozoides o células espermáticas), con capacidad de fecundar a los gametos femeninos (oósfemas) para formar el cigoto.

Los granos de polen se desarrollan durante la microsporogénesis, que tiene lugar en los microsporangios (sacos polínicos). Estos pueden disponerse solos o reunidos en soportes simples o ramificados denominados microsporófilos. En gimnospermas, los microsporófilos se encuentran agrupados formando conos masculinos. En las angiospermas, los estambres de la flor representan los microsporófilos. La microsporogénesis comienza con la diferenciación de las células madre de las micrósporas. Una vez formadas, dan lugar mediante meiosis a tétrades formadas por cuatro micrósporas haploides o granos de polen uninucleados (Strasburger *et al.*, 2004; Hesse *et al.*, 2009).

Los megasporangios de los espermatófitos están rodeados por una envoltura constituyendo los primordios seminales (óvulos). Estos se encuentran agrupados en la cara superior de la escama seminal de los conos femeninos de las gimnospermas, y en el gineceo de las flores de las angiospermas. En ellos se forman cuatro megásporas mediante meiosis, de las cuales normalmente solo una es funcional y se encarga de dar lugar al gametófito femenino, o megagametófito, mediante repetidas mitosis (Fig. 4.2).

Tanto el gametófito masculino como el femenino se encuentran extremadamente reducidos en los espermatófitos con respecto a los pteridófitos y briófitos. El

microgametófito de angiospermas consta únicamente de una célula constitutiva del tubo polínico, y una generativa a partir de la cual se originan dos células espermáticas. Los megagametófitos de espermatófitos varían en número de células desde unos cuantos millares en el caso de las gimnospermas, hasta únicamente ocho en el de las angiospermas (Strasburger *et al.*, 2004).

El cigoto formado tras la polinización y fecundación de la óosfera da lugar a un embrión, alrededor del cual se desarrolla la testa y, generalmente, un tejido nutricional constituyendo la semilla. En espermatófitos, la semilla es la unidad de dispersión a partir de la que se forman nuevos esporófitos.

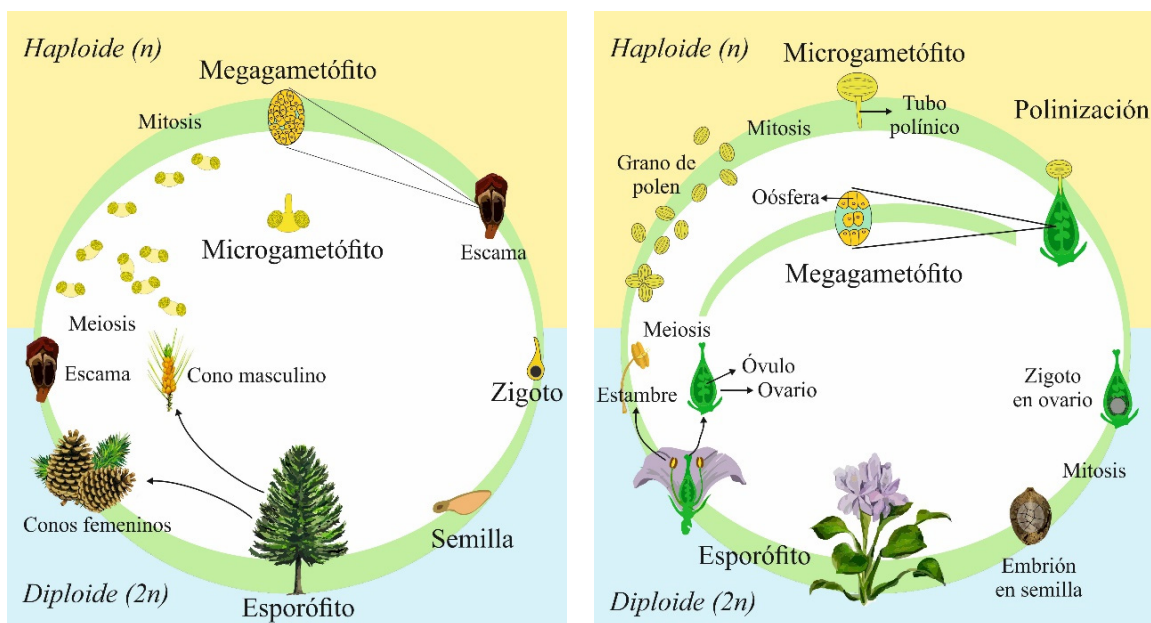


Figura 4.2: Ciclo biológico de una gimnosperma (izquierda) y de una angiosperma (derecha).

## 4.2 Características específicas de las miosporas

La pared de los granos de polen está formada por dos capas: la exina y la intina. La primera, que es la más externa, está compuesta principalmente de esporopolenina, mientras que la segunda, que se encuentra por debajo de la exina, se compone de celulosa. Algunas gimnospermas poseen unas extensiones de la exina denominadas sacos aeríferos que facilitan su transporte por el viento y el agua. Este tipo de granos de polen, denominados sacados, presenta usualmente una zona de adelgazamiento en su pared (leptoma) que presumiblemente actúa como lugar de salida del tubo polínico durante el desarrollo del

microgametófito (Punt *et al.*, 2007). Los granos de polen de las angiospermas varían enormemente en cuanto a sus aperturas, pudiendo ser inaperturados o presentar desde una a múltiples aperturas de diferentes tipos, como se explicará más adelante.

Salvo excepciones, los granos de polen tienen un tamaño de entre 10 y 100  $\mu\text{m}$ . Suelen constituir el componente mayoritario del registro palinológico en ambientes continentales, junto con las esporas de briófitos y pteridófitos.

El primer registro de granos de polen bisacados del que se tiene constancia procede de sedimentos del Carbonífero Superior, en el que son poco comunes. A partir del Pérmico se encuentran de manera abundante (Clayton & Coxon, 1999). Por su parte, el de las angiospermas comienza en el Cretácico Inferior, con formas monocolpadas, mientras que las formas triaperturadas se hacen frecuentes en el Cretácico Superior (Clayton & Coxon, 1999; Traverse, 2007).

Los caracteres básicos necesarios para describir e identificar una miospora mediante microscopía óptica son:

- Tamaño
- Forma
- Tipo de apertura (incluyendo número, tamaño, forma, estructura y distribución)
- Estructura y ornamentación de la esporodermis/exina

Como se ha mencionado anteriormente, las miosporas se generan en primera instancia en tétrades surgidas de la meiosis. Esto determina su polaridad, de manera que la cara que está en contacto con el resto de componentes de la tétrade se considera la cara polar proximal, y la que se encuentra en el lado opuesto queda definida como cara polar distal (Hesse *et al.*, 2009). La condición de polaridad de los granos de polen y esporas permite orientarlos, lo cual es básico para determinar su forma, así como la localización y el tipo de aperturas. En todo grano de polen existen dos ejes imaginarios: el polar y el ecuatorial (Fig. 4.3). El polar es una línea recta que une los polos proximal y distal. Por su parte, el ecuatorial es perpendicular al polar y divide al grano de polen en sus caras polares (proximal y distal).

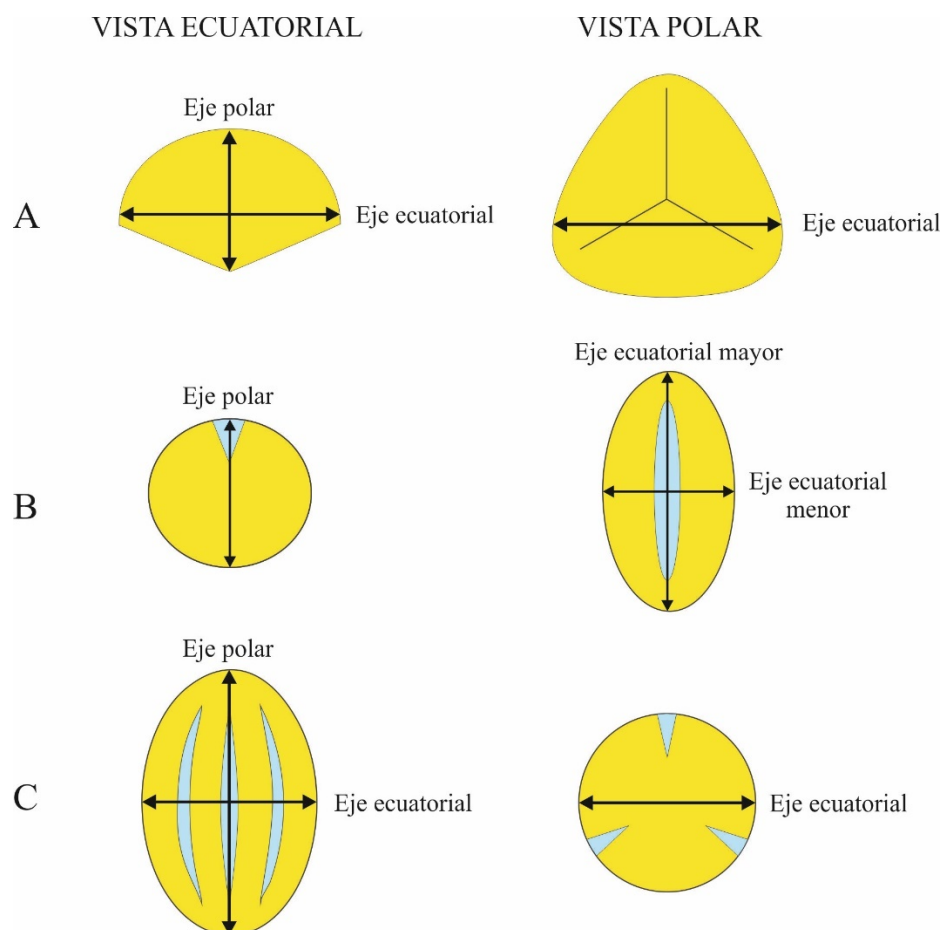


Figura 4.3: Vistas ecuatorial y polar de una espora trileta (A), un grano de polen monosulcado (B) y un grano de polen tricolpado (C). En los tres casos, el eje ecuatorial y el plano ecuatorial sobre el que se encuentra dividen al grano o la espora en dos mitades o caras polares. En vista polar, el eje polar se dirige hacia el observador y lo que se ve es una de las caras polares.

La forma de un grano de polen hace referencia a la relación entre la longitud del eje polar (P) y la del eje ecuatorial (E) (Fig. 4.4). Así, dependiendo de la ratio P/E se determinan las siguientes formas:

Forma	Ratio P/E
Perprolato	> 2,00
Prolato	1,33 – 2,00
Subprolato	1,14 – 1,33
Prolato esferoidal	1,00 – 1,14
Oblato esferoidal	0,88 – 1,00
Suboblato	0,75 – 0,88
Oblato	0,50 – 0,75
Peroblato	< 0,50



Figura 4.4: Principales tipos de morfologías en los granos de polen de angiospermas.

Como hemos mencionado anteriormente, la pared de los granos de polen se compone de dos capas: intina y exina (esta última es equivalente al exosporio de las esporas). La intina está principalmente compuesta de celulosa y pectina, por lo que no es resistente ni a los procesos fosildiagenéticos ni a tratamientos químicos como la acetólisis (Punt *et al.*, 2007). Por esta razón, nunca se encuentra en palinomorfos fósiles. Por su morfología, la exina se puede dividir a su vez en nexina y sexina. La nexina es la parte más interna, mientras que la sexina es la parte externa de la exina, la cual está formada por un infratécum y un téctum y normalmente presenta ornamentación (Fig. 4.5). El infratécum puede estar compuesto de una serie de elementos a modo de pilares que soportan el téctum (columela) o puede ser granular. El téctum es la capa más externa de la sexina. No siempre se encuentra presente y cuando lo hace puede servir de base a los elementos esculturales (espinas, báculas, clavas, verrugas, gemas, etc.) (Punt *et al.*, 2007; Hesse *et al.*, 2009).

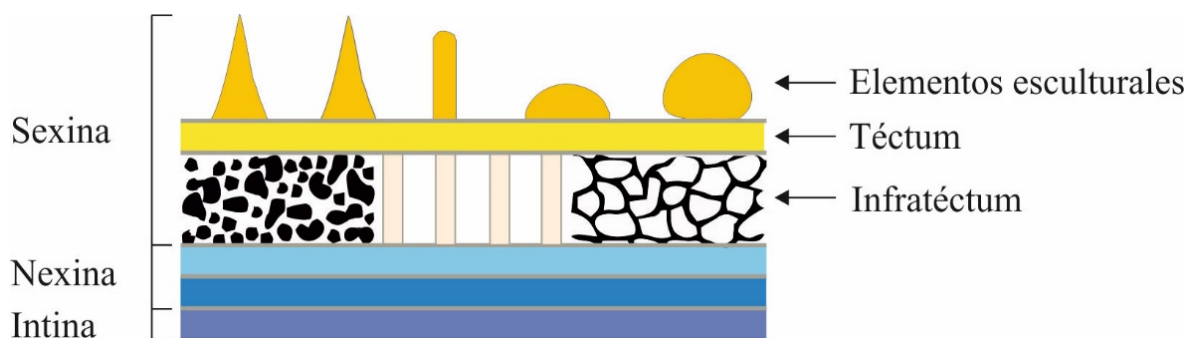


Figura 4.5: Estructura de la exina mostrando los tres tipos de infratécum existentes. De izquierda a derecha, infratécum granular, columelar y alveolar. Este último caso se da en granos de polen sacados de gimnospermas. Modificado de Punt *et al.* (2007).

### 4.3 Términos empleados para la descripción de los palinomorfos

A continuación, se definen las principales estructuras identificadas en los palinomorfos estudiados que se han empleado en la descripción de los taxones de miosporas en el capítulo de sistemática:

**Annulus:** Zona de la exina que rodea a un poro y que se diferencia significativamente del resto de la superficie, normalmente por su espesor, pudiendo ser mayor o menor.

**Apocolpium:** Área de la superficie en ambos polos de un grano de polen colp(or)ado delimitada por la línea imaginaria que uniría el final de cada uno de los colpos.

**Arcus:** Banda de engrosamiento de la exina que se extiende con forma arcuada desde un poro a otro. Una estructura similar análoga en esporas se denomina *torus*.

**Área de contacto:** Zona de la cara proximal de una espora que estuvo en contacto con la cara proximal del resto de esporas que formaron la tétrada.

**Atrio:** Espacio en el interior de una apertura tipo poro en la que el endoporo tiene un tamaño notablemente mayor que el ectoporo.

**Averrugada:** Adjetivo utilizado para describir un tipo de ornamentación consistente en elementos más anchos que altos, con más de 1  $\mu\text{m}$  de anchura en la base y sin constricciones basales (Fig. 4.6).

**Baculada:** Tipo de ornamentación de la exina compuesta por estructuras cilíndricas de más de 1  $\mu\text{m}$  de longitud y menos de 1  $\mu\text{m}$  de anchura en la base (Fig. 4.6).

**Clavada:** Tipo de ornamentación consistente en elementos esculturales mayores de 1  $\mu\text{m}$  de longitud, y de menor anchura en la base que en la parte apical (Fig. 4.6).

**Colpo:** Apertura alargada con longitud más de dos veces mayor que la anchura. Normalmente, este término se reserva para aperturas dispuestas meridionalmente en el ecuador del grano de polen, a diferencia del sulco, que se sitúa distal o proximalmente, es decir, en una de las dos caras polares.

**Columela:** Parte de la exina situada sobre la nexina y que soporta el téctum.

**Comisura:** Zona de dehiscencia en la *laesura* de una espora monoleta o trileta.

**Ectoapertura:** Apertura (colpo o poro) en la parte externa de la exina de un grano de polen.

**Endoapertura:** Apertura (colpo o poro) en la parte interna de la exina de un grano de polen.

**Endosporio:** Capa interna de la pared de las esporas probablemente homóloga a la intina en los granos de polen (Rowley, 1995; Punt *et al.*, 2007).

**Equinada:** Adjetivo empleado para describir una ornamentación compuesta de elementos de más de 1  $\mu\text{m}$  de longitud y terminados en punta (espinas) (Fig. 4.6).

**Escábrida:** Tipo de ornamentación de la exina en el que los elementos esculturales, independientemente de su forma, presentan menos de 1  $\mu\text{m}$  en todas las direcciones.

**Estriada:** Tipo de ornamentación de la exina con elementos ornamentales paralelos separados por surcos, de manera que en perspectiva general adquieren un aspecto estriado (Fig. 4.6).

**Exosporio:** Capa externa de la pared de las esporas probablemente homóloga a la exina en los granos de polen (Rowley, 1995).

**Fastigium:** Espacio entre las capas interna y externa de la exina, surgido como consecuencia de la separación de ambas en una apertura tipo poro asociado a un colpo. Una estructura equivalente en los poros individuales (no asociados a colpo) se denomina vestíbulo.

**Gemada:** Tipo de ornamentación que consiste en elementos esculturales de más de 1  $\mu\text{m}$  de longitud, con aproximadamente la misma altura que anchura y con una constricción basal (Fig. 4.6).

**Hamulada:** Adjetivo empleado para referirse a un tipo de ornamentación de la exina compuesto de elementos esculturales alargados, organizados de manera irregular y formando ángulos. Este tipo de superficie se asemeja a una reticulación en la que los lúmenes no se encuentran totalmente aislados, dando lugar a un patrón que recuerda a un laberinto (Fig. 4.6).

**Interlóculum:** Espacio entre las capas interna y externa de la exina alrededor de la mayor parte del grano de polen. Este término está especialmente concebido para granos de polen triporados del tipo Normapolles.

**Lábrum:** Prominencia a la altura de los poros que hace que en vista polar sobresalgan de la línea de contorno ecuatorial. Este carácter se aplica fundamentalmente a los granos de polen triporados. El término empleado en plural es “labra”.



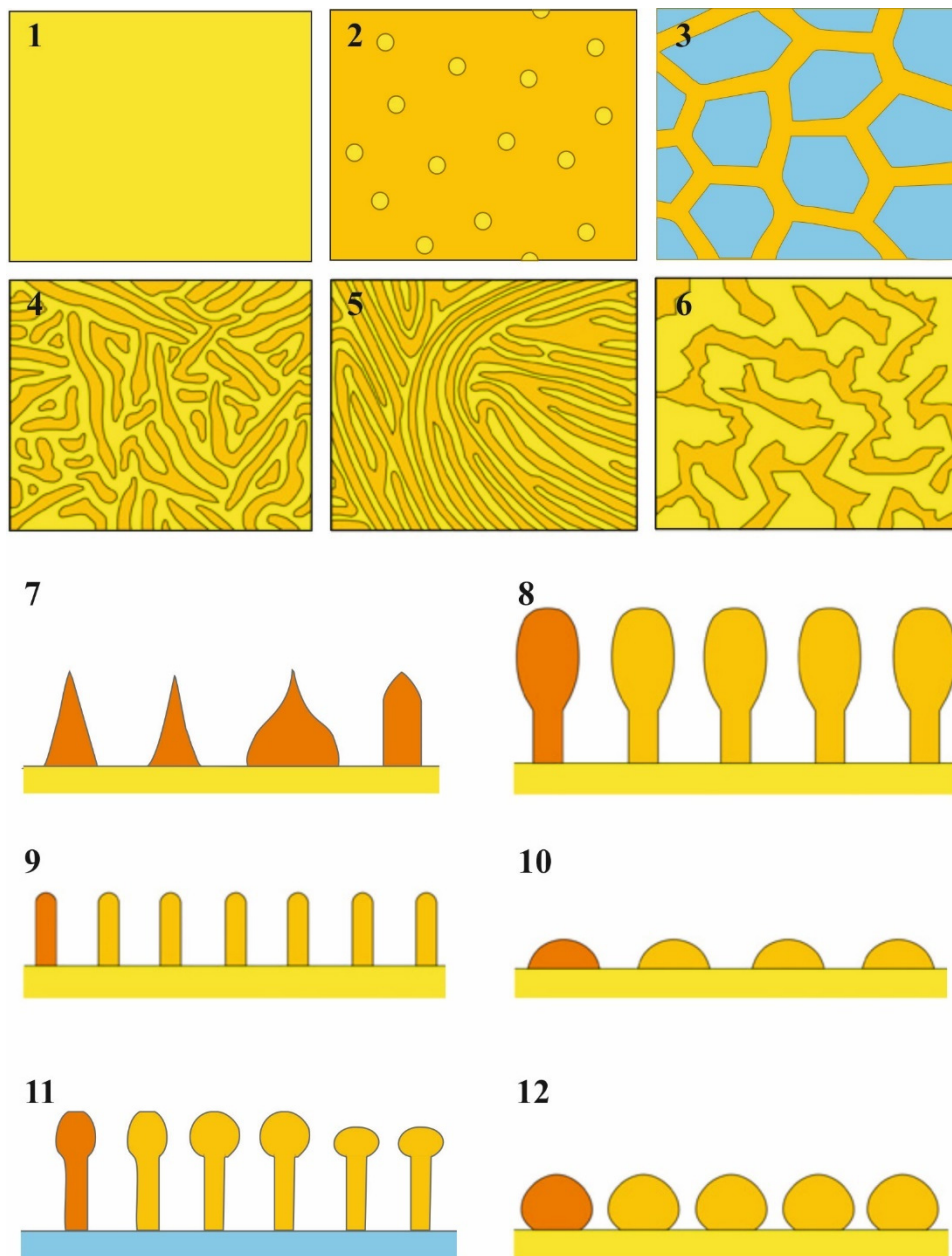


Figura 4.6: Principales tipos de ornamentación de la exina [Modificado de Punt *et al.* (2007)]. En naranja se representan los elementos ornamentales, en amarillo el téctum y en azul la nexina. 1: Psilada o levigada; 2: Punctada; 3: Reticulada. La red de color naranja constituye un muri mientras que las superficies aisladas de color amarillo reciben el nombre de lúmenes; 4: Rugulada; 5: Estriada; 6: Hamulada; 7: Equinada; 8: Clavada; 9: Baculada; 10: A verrugada; 11: Pilada; 12: Gemada.

**Laesura:** Fisura o cicatriz única en las esporas monoletas, y cada uno de los tres radios de la cicatriz trileta de una espora producidos en la cara proximal durante la fase en la que se encuentra unida al resto de componentes de la tétrada.

**Lalongado:** Adjetivo utilizado para describir poros alargados ecuatorialmente (en la dirección del eje ecuatorial). Este término se emplea en poros que forman una apertura

compuesta junto a un colpo, por lo que se encuentran alargados en dirección perpendicular al colpo.

**Leptoma:** Zona de la exina en la cara distal de un grano de polen que se encuentra adelgazada y que presumiblemente tiene una función de apertura.

**Lolongado:** Adjetivo empleado para referirse a poros alargados meridionalmente (en la dirección del eje polar). Al igual que el término *lalongado*, se emplea en poros que forman una apertura compuesta junto a un colpo, por lo que en este caso se encuentran alargados en dirección paralela a la del colpo.

**Lumen:** Cada uno de los espacios encerrados dentro del *muri* en una exina reticulada.

**Monoleta:** Adjetivo empleado para describir las esporas con una única *laesura*. En estas esporas se dice que existe una marca o cicatriz monoleta.

**Muri:** Relieve escultural de la exina que constituye la red que da lugar al patrón reticulado o las estructuras paralelas que dan lugar al patrón estriado.

**Opérculo:** Superficie de la exina que cubre parte o toda una apertura, normalmente de tipo colpo, y se encuentra claramente delimitada y aislada del resto de la exina.

**Papila:** Pequeña protuberancia típica de granos de polen de Taxodioideae (Cupressaceae).

**Pilada:** Tipo de ornamentación formada por estructuras columelares libres (que no soportan tectum) con ligeros abultamientos en la parte apical. Mientras que las báculas y las clavas se disponen sobre el tectum, las *pila* se sitúan directamente sobre la nexina. (Fig. 4.6).

**Poliplicado:** Adjetivo empleado para referirse a granos de polen que poseen más de tres crestas longitudinales que alternan con surcos profundos.

**Poro:** En los granos de polen, apertura circular o elíptica cuya ratio longitud/anchura es menor de 2.

**Pseudocolpo:** Este término ha sido empleado con diferentes significados. Algunos autores han considerado los pseudocolpos como aperturas con probable función germinativa (Hesse *et al.*, 2009). Otros han considerado que no son realmente aperturas sino zonas de adelgazamiento de la exina con forma similar a los colpos (Punt *et al.*, 2007). Debido a que no existen estudios detallados de la germinación polínica en granos de polen con pseudocolpos, es aventurado asegurar cuál de las dos opciones es cierta. En cualquier caso,

los pseudocolpos se presentan siempre en granos de polen heterocolpados, alternando con colpos que albergan poros.

**Psilada:** Tipo de ornamentación de un grano de polen o espora con superficie lisa (Fig. 4.6).

**Punctada:** Tipo de ornamentación de un grano de polen o espora que presenta perforaciones redondeadas en el téctum de un tamaño menor de 1  $\mu\text{m}$  (Fig. 4.6).

**Reticulada:** Adjetivo que hace referencia a un tipo de ornamentación de la exina de un grano de polen o espora, que presenta una red elevada formada por un *muri* que encierra un espacio de más de 1  $\mu\text{m}$  de longitud denominado lumen (Fig. 4.6).

**Rugulada:** Tipo de ornamentación de un grano de polen o espora consistente en elementos alargados de más de 1  $\mu\text{m}$  de longitud, organizados en un patrón irregular intermedio entre la estriación y la reticulación, con aspecto a menudo cerebroide (Fig. 4.6).

**Sacado:** Grano de polen en el que se desarrolla una expansión de la exina constituida por una estructura alveolar. Cada una de estas expansiones recibe el nombre de *saccus* (*sacci* en plural). En este estudio, los granos de polen con este tipo de expansiones son bisacados, ya que presentan dos *sacci*.

**Simplicolumelado:** Adjetivo empleado para referirse al retículo soportado por una columela compuesta por elementos organizados en una única fila.

**Sulco:** Apertura alargada que se sitúa en el polo distal o proximal de un grano de polen. El sulco es una estructura latitudinal, a diferencia del colpo que es longitudinal (meridional).

**Torus:** Banda de engrosamiento o pliegue del exosporio de las esporas con forma arcuada, que se dispone más o menos paralelamente a la laesura.

**Trilete:** Adjetivo empleado para describir las esporas con tres *laesurae*. En estas esporas se dice que existe una marca o cicatriz trilete.

**Vestíbulo:** Espacio entre las capas interna y externa de la exina surgido como consecuencia de la separación de ambas en una apertura tipo poro.

**Zonasulco:** Apertura con forma circular que se encuentra cerrada sobre sí misma.

**Zonorado:** Adjetivo empleado para designar granos de polen que presentan una endoapertura continua en forma de anillo alrededor del ecuador.

## 5. Sistemática

### Acritarcha

Acritarco gen. et sp. indet.

Lám. 1, figs. 6-7

Microfósil de contorno más o menos circular; diámetro: 20–34  $\mu\text{m}$ ; superficie densamente cubierta de proyecciones de hasta 6  $\mu\text{m}$  de longitud y menos de 1  $\mu\text{m}$  de grosor, terminados de forma apuntada.

Este tipo de microfósiles se ha considerado dentro del grupo de los acritarcos al no hallarse relación morfológica con ningún tipo de alga y, al mismo tiempo, no observarse ningún signo de tabulación o presencia de arqueópilo que permita relacionarlos con quistes de dinoflagelados. Hemos identificado 119 especímenes que aparecen en 19 niveles desde la base de la sucesión a la secuencia de lignitos  $\delta$ .

### Fungi

Familia **Chytriomycetaceae** Letcher 2011

Género *Entophlyctis* A. Fisch. 1892

*Entophlyctis* sp. 1

Lám. 1, figs. 8-9

Estructuras fúngicas circulares o redondeadas de 17–26  $\mu\text{m}$  de diámetro; tonalidad marrón oscuro; contorno crenulado, cubierto de muescas de longitud variable; superficie lisa.

Van Geel (1978) se ha referido a este tipo de estructuras como el *tipo 13* y ha indicado que corresponden a esporangios del género *Entophlyctis*, que alberga especies ampliamente distribuidas en regiones templadas. Se han identificado en el Cuaternario de Polonia (Filoc & Kupryjanowicz, 2015). En As Pontes hemos hallado 186 especímenes en 32 niveles distribuidos en toda la sucesión, siendo más abundantes en D-2, C-4, B-1 y  $\beta$ -2.

Familia y género indeterminados

### Estructura fúngica tipo 1

Lám. 1, figs. 11-12

Estructuras fúngicas compuestas por dos células separadas por un septo; longitud: 12–15  $\mu\text{m}$ ; células comprimidas a la altura del septo; célula de mayor tamaño de color marrón más oscuro, de 10–12  $\mu\text{m}$  de longitud y 5–6,5  $\mu\text{m}$  de anchura; célula de menor tamaño de aproximadamente 3  $\mu\text{m}$  de longitud y 4  $\mu\text{m}$  de anchura, a veces ausente; superficie de ambas células lisa.

Hemos identificado 147 estructuras de este tipo en As Pontes, distribuidas en 38 niveles a lo largo de toda la secuencia, siendo más abundantes en A $\alpha$ -3 y  $\beta$ -2.

### Estructura fúngica tipo 2

Lám. 1, figs. 10, 15

Esporas fúngicas de color marrón oscuro, dotadas de un poro ligeramente prominente; contorno elipsoidal, algo más alargado en la zona del poro; longitud de 15–20  $\mu\text{m}$ ; anchura de 13–19  $\mu\text{m}$ ; poro circular, de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de diámetro; superficie lisa.

Se han identificado 909 esporas de este tipo, que han aparecido en 44 niveles a lo largo de toda la sucesión, siendo especialmente abundantes en H-9, H-10, H-11, E-3, C-1, C-4, B-A, A-1,  $\beta$ -2,  $\beta$ -5 y  $\beta$ -11.

### Estructura fúngica tipo 3

Lám. 1, figs. 13-14

Estructuras fúngicas de color marrón oscuro de contorno elipsoidal; longitud: 8,5–11,5  $\mu\text{m}$ ; anchura de 5,5–8,5  $\mu\text{m}$ ; presencia de aperturas en ambos extremos del eje mayor de la elipse, de 1–2  $\mu\text{m}$  de diámetro; pared marcadamente engrosada en la parte central de la elipse, en la que adquiere un color más oscuro; superficie lisa.

Hemos identificado 614 estructuras de este tipo, las cuales han aparecido en 25 niveles. Es más frecuente en la parte media de la sucesión, siendo especialmente común en H-1, C-4, B-A y  $\beta$ -2.

#### Estructura fúngica tipo 4

Lám. 1, figs. 16-18

Estructuras fúngicas de color marrón oscuro; contorno con forma de triángulo isósceles, en el que el lado más corto es recto y los dos más largos son convexos; longitud de aproximadamente 18  $\mu\text{m}$ ; anchura de unas 13  $\mu\text{m}$ ; estructura parecida a un poro en la zona en la que se unen los dos lados más largos; superficie ornamentada, formando una estructura similar a un retículo.

Hemos identificado 149 especímenes en tres niveles:  $\delta$ -7,  $\delta$ - $\epsilon$  y  $\phi$ -4, concentrándose la mayoría en  $\delta$ - $\epsilon$ .

#### Estructura fúngica tipo 5

Lám. 1, figs. 19-20

Estructuras fúngicas compuestas de dos células separadas por un septo; tonalidad marrón claro; contorno elíptico; longitud: 14–17  $\mu\text{m}$ ; anchura: 4–6  $\mu\text{m}$ ; presencia de un poro complejo en la parte central del septo; superficie lisa.

Hemos contabilizado 144 estructuras de este tipo en 27 niveles a lo largo de toda la secuencia. Son especialmente abundantes en  $\beta$ -2 y  $\phi$ -4.

#### Estructura fúngica tipo 6

Lám. 1, figs. 21-22

Estructuras fúngicas compuestas por tres células separadas por dos septos; longitud de 21–30  $\mu\text{m}$ ; células comprimidas a la altura de los septos; célula de mayor tamaño (apical) de color marrón más oscuro que el resto, de 11–14  $\mu\text{m}$  de anchura; célula de menor tamaño (basal) hialina, de 5,5–8,5  $\mu\text{m}$  de anchura, terminada en una estructura similar a un poro; superficie de las células lisa.

Van Geel (1978) se ha referido a este tipo de estructuras como el *tipo 11* y ha sugerido que podrían tratarse de clamidosporas, pero no ha establecido afinidad con ningún género actual en concreto. En As Pontes hemos contabilizado 637 estructuras de este tipo, que han aparecido en 37 niveles a lo largo de toda la sucesión, aunque están más concentrados en la

parte media de la misma. Son más abundantes en los niveles F-2, C-3, C-4, B-A, A-1, A-7,  $\beta$ -2 y  $\delta$ -7.

## **Algae**

### **Charophyta**

Familia **Zygnemataceae** Kützing 1843

Género ***Gelasinicysta*** Head 1992

*Gelasinicysta vangeelii* Head 1992

Lám. 2, figs. 17-18

1992 – *Gelasinicysta vangeelii* Head, p. 248, lám. 1, figs. 1–25; lám. 2, figs. 1–2.

Esporas esferoidales, compuestas de dos valvas convexas unidas por una sutura ecuatorial, de aspecto hialino; contorno elíptico; longitud del eje mayor de la elipse: 22–27  $\mu\text{m}$ ; superficie con numerosas depresiones cóncavas, circulares, regularmente distribuidas, de 4–6  $\mu\text{m}$  de diámetro; superficie totalmente lisa.

Esporas de este especie han sido identificadas en el Eoceno y Oligoceno de Francia (Ollivier-Pierre, 1980), Mioceno y Plioceno de Colombia, Inglaterra, Polonia y Bélgica (Van Geel & Van der Hammen, 1978; Head, 1992; Louwye & De Schepper, 2010) y Cuaternario de los Países Bajos (Van Geel, 1978). Van Dam *et al.* (1988) se han referido a estas esporas como el *tipo 58*, el cual presenta caracteres que se encuentran en varios géneros de la familia Zygnemataceae, concretamente en *Zygnema* Agardh y *Mougeotia* Agardh (Head, 1992), ambos de distribución cosmopolita. Hemos identificado dos especímenes en los niveles H-G y F-4.

Género ***Ovoidites*** Potonié 1951 emend. Krutzsch 1959

Los microfósiles atribuidos a este género son morfológicamente similares a las actuales zigósporas y/o aplanósporas de diferentes especies del género cosmopolita *Spirogyra* Link. Esporas de *Ovoidites* han sido comúnmente identificadas desde el Mesozoico al Cuaternario. Cabe destacar los estudios del Albiense (Cretácico Inferior) de Ontario (Zippi, 1998),

Cenozoico de Alemania (Thomson & Pflug, 1953), Paleoceno de Bélgica (Krutzsch & Vanhoorne, 1977), Oligoceno de Turquía y Alemania (Sancay, 2005; Herrman, 2007), Mioceno de Alemania, Polonia, Bulgaria y España (Ashraf & Mosbrugger, 1996; Worobiec, 2010; Ivanov *et al.*, 2012; Worobiec, 2014a; Casas-Gallego *et al.*, 2015) y Cuaternario de Holanda, Colombia y Portugal (Van Geel, 1976; Van Geel & Van der Hammen, 1978; Carrión, 2012). En As Pontes, se han identificado cuatro especies, pero en los recuentos numéricos todos los ejemplares identificados se han considerado como *Ovoidites* spp. Los criterios para diferenciar las cuatro especies son el tamaño y la ornamentación. En total, se han contabilizado 380 especímenes en 48 niveles, distribuidos a lo largo de toda la sucesión estratigráfica.

*Ovoidites elongatus* (Hunger 1952) Krutzsch 1959

Lám. 2, fig. 7

1952 – *Sporites elongatus* Hunger, p. 193, lám. 1, fig. 12.

1959 – *Ovoidites elongatus* (Hunger) Krutzsch, p. 252.

Esporas alargadas de contorno elipsoidal estrecho; longitud: 70–80  $\mu\text{m}$ ; anchura: 20–40  $\mu\text{m}$ ; apertura alargada que recorre longitudinalmente todo el cuerpo de la espora, a menudo dividiéndola en dos partes prácticamente simétricas que, a veces, se separan por uno de sus extremos; grosor de la pared: 1–2  $\mu\text{m}$ ; superficie psilada o finamente granulada.

Esta especie se ha hallado en los niveles C-1, I-1 y  $\epsilon$ -1.

*Ovoidites ligneolus* (Potonié 1931) Thomson & Pflug 1953

Lám. 2, fig. 8

1931 – *Pollenites* (?) *ligneolus* Potonié, p. 28, lám. 2, fig. V25a.

1953 – *Ovoidites ligneolus* (Potonié) Thomson & Pflug, p. 113, lám. 15, fig. 100.

Esporas alargadas de contorno elipsoidal; longitud: 60–70  $\mu\text{m}$ ; anchura: 30–40  $\mu\text{m}$ ; apertura alargada que recorre longitudinalmente todo el cuerpo de la espora, a menudo dividiéndola en dos partes prácticamente simétricas que, a veces, se separan por uno de sus extremos; espesor de la pared: 1,5–2,5  $\mu\text{m}$ ; superficie marcadamente rugulada.

*O. ligneolus* ha sido identificada en los niveles A $\alpha$ -1 y  $\phi$ -2.



*Ovoidites minoris* Krutzsch & Pacltová 1990

Lám. 2, fig. 9

1990 – *Ovoidites minoris* Krutzsch & Pacltová, p. 358, fig. 7; lám. 3, fig. 25.

Esporas de contorno elipsoidal con longitud de unas 50  $\mu\text{m}$  y anchura aproximada de 30  $\mu\text{m}$ ; apertura alargada que recorre longitudinalmente todo el cuerpo de la espora, a menudo dividiéndola en dos partes prácticamente simétricas que, a veces, se separan por uno de sus extremos; grosor de la pared: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie psilada o finamente granulada.

Aparece en los niveles  $\epsilon\phi$ -3 y  $\beta$ -6.

*Ovoidites vangeelii* Worobiec 2014

Lám. 2, figs. 10-11

2014 – *Ovoidites vangeelii* Worobiec, p. 124, lám. 1, fig. 4.

Esporas de contorno elipsoidal-ancho; longitud: 60–90  $\mu\text{m}$ ; anchura: 40–50  $\mu\text{m}$ ; apertura alargada que recorre longitudinalmente todo el cuerpo de la espora, a menudo dividiéndola en dos partes prácticamente simétricas; espesor de la pared: 1,5–2,5  $\mu\text{m}$ ; superficie foveolada, formando un patrón reticulado; foveolas de hasta 4  $\mu\text{m}$  de diámetro.

Se ha identificado en los niveles L-4 y J-5.

Género *Stigmozygodites* Krutzsch & Pacltová 1990

*Stigmozygodites* spp.

Lám. 2, figs. 14-15

2002 – *Incertae sedis*; Cavagnetto, lám. 16, fig. 20.

Esporas de contorno redondeado, a veces casi circular; aspecto hialino; superficie densa y regularmente cubierta de depresiones o fosos de forma circular o ligeramente elíptica, de hasta 3  $\mu\text{m}$  de diámetro, separados 3–6  $\mu\text{m}$  entre sí; superficie entre las depresiones completamente lisa.

Estas esporas se han hallado de forma común en el Cenozoico del Hemisferio Norte. Destacamos las numerosas citas del Mioceno de Polonia (Worobiec *et al.*, 2009; Worobiec & Gedl, 2010; Worobiec & Szulc, 2010; Worobiec *et al.*, 2013; Worobiec, 2014b, a) y su presencia en el Messiniense de la Península Ibérica (Casas-Gallego *et al.*, 2015). Son comparables a las esporas actuales del alga dulceacuícola y cosmopolita *Zygnema* C. Agardh (Van Geel *et al.*, 1989; Cook *et al.*, 2011; Worobiec, 2014a). Hemos estudiado 107 especímenes, entre los cuales hay probablemente diferentes especies. Se encontraron en 33 niveles a lo largo de toda la sucesión.

Género ***Tetraporina*** Naumova 1939 ex Bolkhovitina 1953

*Tetraporina* spp.

Lám. 2, figs. 16, 19-23

Esporas de contorno cuadrangular-romboidal, de lados rectos o cóncavos y ángulos redondeados, recurvados hacia la parte interior de la espora, dando lugar a depresiones que pueden parecer poros; aspecto hialino; longitud: 15–48 µm; superficie lisa, a menudo cubierta de pliegues o arrugas irregularmente distribuidas.

Los ejemplares estudiados no han sido identificados a nivel específico, pero corresponden a diferentes especies. Las esporas de *Tetraporina* se han identificado desde el Carbonífero hasta la actualidad (Zippi, 1998). En el pre-Cuaternario de la Península Ibérica fueron comúnmente identificadas en el Messiniense de Venta del Moro (Casas-Gallego *et al.*, 2015). Se pueden relacionar con zigósporas de *Mougeotia* Kunth (Van Geel, 1976; Grenfell, 1995), que incluye especies de algas verdes dulceacuícolas ampliamente distribuidas por el globo. Hemos contabilizado 108 esporas de este tipo en 23 niveles, desde el paquete de lignitos I hasta el techo de la sucesión.

## **Chlorophyta**

Familia Botryococcaceae Wille 1909

Género ***Botryococcus*** Kützinger 1849

*Botryococcus braunii* Kützing 1849

Lám. 2, figs. 5-6

Colonias de algas unicelulares, mucilaginosas, que aparecen en grupos de 20–90  $\mu\text{m}$  de longitud, de contorno redondeado y margen irregular.

*Botryococcus* aparece en el registro fósil desde el Precámbrico hasta el Cuaternario (Guy-Ohlson, 1992). Este taxón no ha sido contabilizado sistemáticamente en los estudios cuantitativos, sino que se ha indicado su presencia/ausencia en cada una de las muestras estudiadas. Aparece en 47 niveles a lo largo de toda la sucesión. Es especialmente abundante K-1, K-2, K-3, K-4 y H-7.

Familia indeterminada

Leiosferas

Leiosfera es un término sin valor taxonómico que se emplea para hacer referencia a microfósiles más o menos esféricos, de pared lisa o ligeramente ornamentada, generalmente de poco espesor. Su registro fósil se extiende desde el Precámbrico hasta la actualidad (Lindgren, 1981). La identificación a nivel específico de estos microfósiles resulta extremadamente compleja debido a la escasez de elementos morfológicos que pudieran ser comparados. Hemos identificado tres tipos diferentes basándonos en su tamaño y en la ornamentación de su pared.

Leiosfera sp. 1

Lám. 2, figs. 1-2

Microfósiles de contorno más o menos circular, que generalmente presentan una rotura en su circunferencia; diámetro: 40–75  $\mu\text{m}$ ; pared lisa, de menos de 1  $\mu\text{m}$  de espesor, cubierta por una segunda capa hialina de menor grosor que presenta numerosos pliegues.

Hemos identificado 51 ejemplares de este tipo de microfósiles, repartidos en nueve niveles, principalmente en las secuencias de lignitos  $\alpha$  y  $\beta$ .

Leiosfera sp. 2

Lám. 2, figs. 3-4

Microfósiles de contorno redondeado y margen irregular; diámetro: 45–60  $\mu\text{m}$ ; pared lisa, de menos de 1  $\mu\text{m}$  de espesor, con numerosos pliegues.

Hemos identificado 260 ejemplares distribuidos en 29 niveles a lo largo de toda la sucesión, pero de manera más abundante y continuada en la mitad inferior de la misma.

Leiosfera sp. 3

Lám. 2, figs. 12-13

Microfósiles de contorno ovoide y aspecto hialino; longitud: 14–20  $\mu\text{m}$ ; pared completamente lisa, de aproximadamente 0,5  $\mu\text{m}$  de espesor.

Hemos contabilizado 1.520 ejemplares en 21 niveles a lo largo de toda la sucesión, aunque de manera más abundante y continuada en la mitad inferior de la misma. Es común en los niveles L-1, L-4, J-4, G-F y  $\phi$ -3.

Género *Pterospermella* Eisenack 1972

*Pterospermella* sp. 1

Microfósil de 26  $\mu\text{m}$  de longitud con contorno elíptico; en vista ecuatorial, cuerpo central visible como una estructura circular completamente rodeada por la corona (*cingulum*, *ala*); superficie de la corona cubierta uniformemente por una serie de surcos.

Este género se relaciona con ficomas de prasinofitas. Estas algas tienen un carácter cosmopolita y son exclusivamente marinas (Parke *et al.*, 1978). Hemos identificado un único espécimen en el nivel DC-1.

Género *Sigmopollis* Hedlund 1965

*Sigmopollis pseudosetarius* (Weyland & Pflug 1957) Krutzsch & Pacltová 1990

Lám. 1, figs. 23, 25-27

1957 – *Inaperturopollenites pseudosetarius* Weyland & Pflug, p. 103, lám. 22, figs. 29–31.  
1990 – *Sigmopollis pseudosetarius* (Weyland & Pflug) Krutzsch & Pacltová, p. 388, fig. 46; lám. 9, figs. 152–166.

Microfósiles de contorno circular con diámetro de 18–28  $\mu\text{m}$ ; pared de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de grosor, compuesta de dos capas; superficie psilada, cubierta más o menos homogéneamente de espinas delgadas de hasta 3,3  $\mu\text{m}$  de longitud; espinas usualmente rectas, ocasionalmente curvadas; presencia frecuente de un surco en la superficie, probablemente una apertura, con forma sigmoide.

Esta especie es común en el Terciario y Cuaternario. Ha sido identificada en numerosos análisis palinológicos entre los que cabe señalar los del Paleoceno de las Islas Feroe (Lund, 1989), Oligoceno de Bélgica y Alemania (Krutzsch, 1970b; Bruch, 1998), Mioceno de Hungría, Polonia, Turquía y España (Nagy, 1969; Akgün *et al.*, 2002; Słodkowska, 2009; Worobiec, 2010; Kayseri-Özer *et al.*, 2014; Worobiec, 2014a; Casas-Gallego *et al.*, 2015) y Cuaternario de Holanda, España y Turquía (Van Geel *et al.*, 1983; Carrión & Navarro, 2002; Mudie *et al.*, 2010). Van Geel *et al.* (1983) se han referido a ella como el *tipo 128*. Las especies del género *Sigmopollis* han sido relacionadas con algas de agua dulce (Srivastava, 1984; Schrank, 2003). El último autor incluyó las formas que no presentan apertura sigmoide en el género *Mecsekia* Hajós. En As Pontes hay especímenes con y sin apertura sigmoide, pero todas se han englobado bajo la especie *S. pseudosetarius*. Se han contabilizado un total de 319 especímenes en 24 niveles, desde el H-10 hasta prácticamente el techo de la sucesión.

## **Embryophyta** (Plantas terrestres)

### **Antocerotophyta**

Familia **Anthocerotaceae** Dumort. 1929

Género ***Anthocerisporis*** Krutzsch 1963

*Anthocerisporis bohemicus* Krutzsch & Pacltová en Krutzsch 1963

Lám. 3, fig. 1

1963 – *Anthocerisporis bohemicus* Krutzsch & Pacltová; Krutzsch, p. 46, lám. 4, figs. 1–7.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno subcircular en vista polar; diámetro ecuatorial: 40–45  $\mu\text{m}$ ; laesura con radios que pueden estar curvados y alcanzan la región ecuatorial bifurcándose de forma característica; esporodermis de 1–2  $\mu\text{m}$  de espesor uniforme; superficie con elementos esculturales de alrededor de 1  $\mu\text{m}$ , que forman un retículo imperfecto sobre el que se disponen espinas de menos de 1  $\mu\text{m}$  de longitud.

Esta especie se encuentra citada en Centroeuropa, apareciendo de forma escasa en sedimentos oligocenos y miocenos (Kruttsch, 1963b). Sus características morfológicas permiten relacionarla con la familia de origen plurirregional Anthocerothaceae, que está integrada por tres géneros distribuidos de manera cosmopolita y otros tres en regiones tropicales y subtropicales de ambos hemisferios (Stuchlik *et al.*, 2001). Estas esporas se han encontrado de forma puntual en el nivel  $\beta$ -1 (tres especímenes identificados).

Género ***Rudolphisporis*** Kruttsch 1963

*Rudolphisporis rudolphi* (Kruttsch 1959) Kruttsch & Pacltová en Kruttsch 1963

Lám. 3, figs. 2-3

1959 – *Microreticulatisporites rudolphi* Kruttsch, p. 159, tabla 9.

1963 – *Rudolphisporis rudolphi* (Kruttsch) Kruttsch & Pacltová; Kruttsch, p. 56, lám. 9, figs. 1–7.

Espora trileta, radiosimétrica, de contorno subcircular en vista polar; diámetro ecuatorial de aproximadamente 45  $\mu\text{m}$ ; laesura con radios rectos que alcanzan el ecuador; esporodermis de superficie equinada; superficie de la cara distal foveolada con espinas, en su mayor parte, puntiagudas.

*R. rudolphi* es poco común en el Cenozoico europeo. Fue descrita en sedimentos miocenos cercanos a Berlín, donde ya era poco abundante (Kruttsch, 1963b). Ha sido citada en el Oligoceno de Alemania (Herrman, 2007) y en el Mioceno Inferior de Polonia (Liszkowo) (Kohlman-Adamska, 1993). En As Pontes tan solo se ha identificado una espora en el nivel C-B.

Género ***Saxosporis*** Kruttsch 1963

*Saxosporis* sp. 1

2002 – *Saxosporis* sp.; Cavagnetto, p. 165, lám. 1, fig. 14.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno redondeado-elíptico en vista polar; diámetro ecuatorial de 40–50  $\mu\text{m}$ ; laesura poco conspicua, a menudo indistinguible; superficie de la esporodermis cubierta de proyecciones curvadas terminadas en punta, excepcionalmente truncadas, de hasta 5  $\mu\text{m}$  de longitud, que se distribuyen de manera uniforme sobre los especímenes estudiados.

Estas esporas son similares a *Saxosporis* sp. B (Krutzsch, 1963b, pág. 53, lám. 7, figs. 1–7), pero la descripción, así como las fotografías aportadas por el autor no permiten asegurar que se trate de la misma especie. El género *Saxosporis* es poco común en el Cenozoico europeo. Ha sido citado en sedimentos del Oligoceno de los Alpes Orientales (Eslovenia) (Bruch, 1998), Neógeno de Hungría (Nagy, 1985) y Mioceno de Alemania (Krutzsch, 1963b). En As Pontes estas esporas son poco abundantes (13 especímenes identificados). Se encuentran en mayor número en la base de la secuencia, especialmente en el nivel L-4, en el que llegan a ser comunes.

## **Bryophyta**

Familia **Sphagnaceae** Dumort. 1829

Las esporas fósiles de los géneros *Distancoraesporis*, *Distverrusporis* y *Stereisporites* identificadas en As Pontes, son morfológicamente similares a las de distintas especies del género *Sphagnum* L., que presenta más de 300 de origen plurirregional distribuidas de manera cosmopolita en regiones templadas y boreales del Hemisferio Norte. Ocasionalmente, se encuentran también en zonas montañosas de regiones tropicales. Gran parte de las especies de *Sphagnum* se desarrollan en zonas húmedas, siendo especialmente comunes en turberas en donde llegan a ser tan abundantes que determinan la comunidad vegetal.

Género *Distancoraesporis* (Krutzsch 1963) Srivastava 1972

*Distancoraesporis ancoris* (Krutzsch & Sontag en Krutzsch 1963) Srivastava 1972

Lám. 3, fig. 16

1963 – *Stereisporites (Distancoraesporis) ancoris ancoris* Krutzsch & Sontag; Krutzsch, p. 54, lám. 9, fig. 20–33.

1972 – *Distancoraesporis ancoris ancoris* (Krutzsch & Sontag) Srivastava, p. 228, lám. 5, figs. 2–3.

Espora trileta, radiosimétrica, de contorno subcircular en vista polar y aproximadamente 28 µm de diámetro ecuatorial; laesura con radios rectos que superan ligeramente en longitud la mitad del radio de la espora y parecen más largos debido a que en estas ha quedado marcada el área de la esporodermis que estuvo en contacto con las otras componentes de la tétrada (en adelante zona de contacto); esporodermis de 1–1,5 µm de grosor con superficie psilada; cara distal de la espora con engrosamientos de la esporodermis de forma trilobada; lóbulos redondeados de aproximadamente la mitad de la longitud que los radios de la laesura.

Esta especie es poco abundante en el Cenozoico europeo, habiendo sido citada en sedimentos del Mioceno Superior de Polonia (Bełchatów) (Stuchlik *et al.*, 2001). Se ha encontrado un solo espécimen en el nivel A-7.

Género *Distverrusporis* (Krutzsch 1963) Jameossanaie 1987

*Distverrusporis* sp. 1

Lám. 3, fig. 17

Espora trileta, radiosimétrica, de contorno triangular en vista polar y caras ligeramente convexas; diámetro ecuatorial de aproximadamente 25 µm; laesura con radios rectos que llegan a la mitad del radio de la espora; esporodermis de 1–1,5 µm de espesor, de superficie psilada; zona de contacto conspicua en la cara proximal que hace que los radios parezcan más largos; cara distal caracterizada por un engrosamiento de la esporodermis con forma redondeada en el que la ornamentación es averrugada.

Distintas especies de *Distverrusporis* se han identificado de manera puntual en sedimentos del Neógeno de Alemania y Polonia (Krutzsch, 1963c; Kohlman-Adamska, 1993). En As Pontes tan solo se ha identificado un ejemplar en el nivel L-4, que no ha sido posible atribuir a ninguna de las especies descritas hasta el momento.



Género *Stereisporites* Pflug en Thomson & Pflug 1953

En As Pontes se han identificado 127 especímenes atribuibles a este género. Esporas de diferentes especies de *Stereisporites* se encuentran de manera puntual en nueve niveles distribuidos a lo largo de toda la secuencia, de manera común en el nivel J-6 y abundante en el J-2.

*Stereisporites cyclus* Krutzsch 1963

Lám. 3, figs. 8-9

1963 – *Stereisporites (Stereisporites) cyclus cyclus* Krutzsch, p. 40. Lám. 2, figs. 17–19.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno subcircular en vista polar; diámetro ecuatorial: 20–22  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que alcanzan la mitad del radio de la espora; espesor de la esporodermis: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; zona de contacto conspicua, especialmente en su contorno exterior y en la característica unión con el final de los radios; superficie de la esporodermis con ornamentación indistinta.

Esta especie fue descrita en materiales del Plioceno de Alemania (Krutzsch, 1963c). Ha sido también identificada de manera esporádica en sedimentos del Mioceno Medio del noroeste de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2001). En As Pontes aparece en los niveles J-2 y J-5.

*Stereisporites gracilioides* (Krutzsch & Sontag en Krutzsch 1963) Grabowska en Stuchlik *et al.* 2001

Lám. 3, fig. 10

1963 – *Stereisporites (Stereisporites) stereoides gracilioides* Krutzsch & Sontag; Krutzsch, p. 44, lám. 2, figs. 34–36.

2001 – *Stereisporites gracilioides* (Krutzsch & Sontag) Grabowska; Stuchlik *et al.*, p. 12, lám. 2, fig. 7.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular en vista polar y caras ligeramente convexas; diámetro ecuatorial aproximado de 23  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que alcanzan la mitad del radio de la espora; esporodermis con menos de 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la esporodermis psilada; zona de contacto inconspicua, excepto alrededor de los radios de la laesura, dando la sensación de que se extienden hasta la zona ecuatorial.

*S. gracilioides* ha sido identificada en sedimentos del Mioceno Medio de Alemania (Krutzsch, 1963c) y de manera puntual en el Neógeno del oeste de Polonia (Ziemińska-Tworzydło, 1974). En As Pontes se encuentra puntualmente en el nivel  $\delta$ -2.

*Stereisporites leipischensis* (Krutzsch 1963) Grabowska en Stuchlik *et al.* 2001

Lám. 3, fig. 11

1963 – *Stereisporites* (*Stereisporites*) *stereoides leipischensis* Krutzsch, p. 44, lám. 4, figs. 1–11.

2001 – *Stereisporites leipischensis* (Krutzsch) Grabowska; Stuchlik *et al.*, p. 12, lám. 3, figs. 4–6.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular en vista polar y caras onduladas, ligeramente convexas; diámetro ecuatorial aproximado de 22  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos, que alcanzan la mitad del radio de la espора y se encuentran encerrados por pliegues de la esporodermis que llegan hasta la zona ecuatorial; esporodermis de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de grosor. Esta especie se caracteriza por la presencia de estrías en la superficie que parten de forma radial desde la laesura.

Estas esporas fueron descritas en sedimentos del Mioceno Medio de Alemania (Krutzsch, 1963c). Han sido también citadas en numerosas localidades del Mioceno y Plioceno de Polonia, en las que aparece de manera puntual (Stuchlik *et al.*, 2001). En As Pontes se han encontrado esporádicamente en el nivel J-2.

*Stereisporites* cf. *megastereis* Krutzsch 1963

Lám. 3, figs. 7

1963 – *Stereisporites* (*Stereisporites*) *megastereis* Krutzsch, p. 46, lám. 5, figs. 13–22.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno subcircular; diámetro ecuatorial: 22–24  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que alcanzan la mitad del radio de la espора; grosor de la esporodermis: 1,5–2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la esporodermis psilada o con ornamentación indistinta; zona de contacto conspicua, especialmente en su contorno exterior, que en vista polar es paralelo a la circunferencia de la espора.

El tamaño de estas esporas permite atribuir las con alguna duda a *S. megastereis*, especie que fue descrita originalmente con un tamaño de aproximadamente 30  $\mu\text{m}$ . Concretamente, *S.*

*megasteris* está citada en el Mioceno de Alemania y Hungría (Krutzsch, 1963c; Nagy, 1985). En As Pontes se puede considerar una especie rara, encontrándose únicamente en los niveles J-2 y F-4.

*Stereisporites minor* (Raatz 1937) Krutzsch 1959

Lám. 3, figs. 12

1937 – *Sphagnum-sporites stereoides* Potonié & Venitz f. *minor*; Raatz, p. 9, lám. 1, fig. 5.  
1959 – *Stereisporites minor* (Raatz) Krutzsch, p. 71.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular-redondeado en vista polar; diámetro ecuatorial de aproximadamente 22  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que llegan a la mitad del radio de la espora; esporodermis de 1  $\mu\text{m}$  de grosor, en ocasiones ligeramente engrosada en cada uno de los ángulos del contorno ecuatorial de la espora (en adelante ápices); superficie de la esporodermis psilada o con ornamentación indistinta; zona de contacto por lo general poco marcada o no visible.

Esta especie ha sido citada en el Neógeno de Hungría (Nagy, 1985), en el Mioceno de Alemania (Krutzsch, 1959a; Thiele-Pfeiffer, 1980), y en sedimentos del Mioceno Inferior y Medio de distintas regiones de Polonia en los que aparece de manera esporádica o común (Worobiec, 2009). Es una de las especies de *Stereisporites* más comunes en el Cenozoico, pero aparece en As Pontes esporádicamente en los niveles J-6 y A-6.

*Stereisporites stereoides* (Potonié & Venitz 1934) Thomson & Pflug 1953

Lám. 3, figs. 13-14

1934 – *Sporites stereoides* Potonié & Venitz, p. 11, lám. 1, figs. 4–5.  
1953 – *Stereisporites stereoides* (Potonié & Venitz) Thomson & Pflug, p. 53, lám. 1, figs. 63–74.  
2002 – *Stereisporites (Stereisporites) stereoides* (Potonié & Venitz) Thomson & Pflug; Cavagnetto, p. 165.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular en vista polar y caras convexas, a veces ligeramente onduladas; diámetro ecuatorial: 23–25  $\mu\text{m}$ ; laesura con radios que alcanzan la mitad del radio de la espora, rodeados de franjas de esporodermis de la zona de contacto que son la única parte visible de esta zona; esporodermis de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de grosor, a menudo ligeramente ensanchada en los ápices. En alguno de los especímenes

estudiados se observa una ligera ornamentación de la esporodermis, que puede llegar a formar estrías rectas.

Probablemente, *S. steroideus* es la especie más común del género *Stereisporites* en el Cenozoico de Europa. Ha sido identificada en sedimentos del Paleoceno, en Bélgica y el noreste de España (Roche, 1967, 1969; Haseldonckx, 1973), en el Eoceno de Alemania (Thomson & Pflug, 1953), y de manera común en el Mioceno de Polonia y Hungría (Nagy, 1985; Worobiec, 2009) y el Plioceno de Hungría (Nagy, 1997). En As Pontes se ha podido concretar su presencia de forma esporádica en los niveles J-2 y J-6.

*Stereisporites welzowensis* Krutzsch & Sontag en Krutzsch 1963

Lám. 3, figs. 15

1963 – *Stereisporites (Stereisporites) welzowensis* Krutzsch & Sontag; Krutzsch, p. 48, lám. 6, figs. 17–22.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular en vista polar y caras convexas con márgenes ondulados; diámetro ecuatorial de unas 30  $\mu\text{m}$ ; laesura con radios rectos que alcanzan la mitad del radio de la espора; espesor de la esporodermis: 2–3  $\mu\text{m}$ , a veces ensanchada en los ápices; superficie de la esporodermis psilada o con ornamentación indistinta; zona de contacto inapreciable, excepto en la parte que rodea los radios de la laesura y produce la sensación de que estos son más largos.

Esta especie se ha identificado de manera puntual en sedimentos del Mioceno de Alemania y Polonia (Krutzsch, 1963c; Worobiec, 2009). En As Pontes únicamente se ha hallado de manera puntual en el nivel A-3.

## **Lycophyta**

Familia **Lycopodiaceae** P. Beauv. ex Mirb.

Género ***Camarozonosporites*** Pant 1954 ex Potonié 1956

En As Pontes se han identificado 12.601 especímenes atribuibles a este género distribuidos a lo largo de 50 niveles. Concretamente en F-3, D-1, D-2, C-4,  $\alpha$ -5,  $\beta$ -2 y  $\beta$ -7, y en varios niveles de la unidad de lignitos A se encuentran de manera abundante, siendo uno de los taxones dominantes. Las esporas de *Camarozonosporites* son morfológicamente similares a

las actuales del género *Lycopodiella* Holub, en concreto a las de la sección *Campylostachys* (Müll. Berol.) B. Øllg. Se trata de una sección de origen paleotropical cuyas especies habitan regiones tropicales y subtropicales húmedas de Japón, China, Malasia y Nueva Zelanda (Stuchlik *et al.*, 2001). Hemos podido confirmar la presencia de cuatro especies que se describen a continuación.

*Camarozonosporites heskemensis* (Pflanzl en Mürriger & Pflanzl 1955) Krutzsch 1959

Lám. 3, figs. 18-19

1955 – *Cingulatisporites heskemensis* Pflanzl; Mürriger & Pflanzl, pp. 85, 87, lám. 5, igs. 1–3.

1959 – *Camarozonosporites heskemensis* (Pflanzl) Krutzsch, pp. 187–188, lám. 38, figs. 413–421.

2002 – *Camarozonosporites* (*Camarozonosporites*) *heskemensis* (Pflanzl) Krutzsch; Cavagnetto, p. 168.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular-redondeado en vista polar; diámetro ecuatorial de unas 33 µm de diámetro ecuatorial; laesura de radios rectos que se aproximan a la zona ecuatorial pero no la alcanzan; no presenta engrosamiento de la esporodermis en los márgenes de los radios; esporodermis de 3–4 µm de grosor en la parte media de la zona interapical, significativamente más fina en los ápices; cara proximal de superficie psilada; cara distal rugulada.

Esta especie ha sido identificada en sedimentos paleocenos de Bélgica (Roche, 1969), eocenos de Estados Unidos (Alabama) y Francia (Frederiksen, 1980; Schuler, 1990), oligocenos de Polonia, Bélgica y Alemania (Grabowska, 1974; Roche, 1978; Pross *et al.*, 2001) y miocenos de Polonia (Stuchlik, 1964; Ziemińska-Tworzydło, 1974). Es, posiblemente, la especie de *Camarozonosporites* más abundante en el Cenozoico de Europa. Krutzsch (1960) indicó la similitud de esta especie fósil con la actual *Lycopodiella cernua* (L.) Pic. Serm. En los recuentos cuantitativos de este trabajo se han contabilizado como *Camarozonosporites* spp. Hemos podido confirmar su presencia los niveles D-1 y α-5, en los que es común.

*Camarozonosporites lusatensis* Krutzsch 1963

Lám. 3, figs. 21-22

1963 – *Camarozonosporites lusatensis* Krutzsch, p. 124, lám. 43, figs. 12–14.

2002 – *Camarozonosporites* (*Camarozonosporites*) *lusatensis* Krutzsch; Cavagnetto, p. 168, lám. 4, fig. 8.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular-redondeado en vista polar; diámetro ecuatorial de aproximadamente 38  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que se extienden un poco más de la mitad del radio de la espora; esporodermis de 2–3  $\mu\text{m}$  en la parte media de la zona interapical y significativamente más fina en los ápices; la cara proximal tiene una marca característica en la zona de contacto; superficie de la cara distal rugulada.

*C. lusatensis* ha sido identificada de manera puntual en el Oligoceno de Alemania (Krutzsch, 1963b). En As Pontes se ha encontrado con similar abundancia en el nivel D-1.

#### *Camarozonosporites* cf. *minoris* Krutzsch 1963

Lám. 3, figs. 23-24

1963 – *Camarozonosporites* (*Inundatisporis*) *minoris* Krutzsch, p. 132, lám. 47, figs. 1–2.  
2002 – *Camarozonosporites* (*Inundatisporis*) *minoris* Krutzsch; Cavagnetto, p. 168.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular-redondeado en vista polar; diámetro ecuatorial: 23–31  $\mu\text{m}$ ; laesura muy conspicua, de radios rectos que se acercan a la zona ecuatorial; sobre los márgenes de los radios la esporodermis se encuentra llamativamente engrosada formando estructuras, a veces curvas, que van desde la zona polar hasta los ápices en la zona ecuatorial; superficie de las caras proximal y distal rugulada-hamulada.

Al describir esta especie, en sedimentos del Oligoceno de Alemania, Krutzsch (1963b) la incluyó en el subgénero *Inundatisporis* Krutzsch 1963, que fue posteriormente elevado a género. En los especímenes de As Pontes no se aprecia claramente el borde interior de la esporodermis, por lo que en algunos especímenes parece que no es más gruesa en el centro de las caras que en los ápices, lo cual es un carácter diagnóstico de *Camarozonosporites*. De forma general, las características morfológicas de los especímenes de As Pontes los sitúan muy cerca de los géneros *Hamulatisporis* Krutzsch 1959 emend. Srivastava 1975 e *Inundatisporis*. En As Pontes se han identificado 27 especímenes atribuibles a esta especie. Aparecen de manera común en el nivel  $\beta$ -2, el cual presenta una gran abundancia de otras especies de *Camarozonosporites*. También se ha hallado puntualmente a mayor profundidad, en otros cinco niveles de la secuencia: F-3, D-2, A-3, A-7 y A-8.

#### *Camarozonosporites* *semilevis* Krutzsch 1963

Lám. 3, fig. 20

1963 – *Camarozonosporites* (*Camarozonosporites*) *semilevis* Krutzsch, p. 124, lám. 43, figs. 1–11.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular-redondeado en vista polar; diámetro ecuatorial: 32–40  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que se acercan a la zona ecuatorial, aunque no llegan a alcanzarla; márgenes de los radios coincidentes con una región de la esporodermis ligeramente oscurecida que representa un engrosamiento; esporodermis con 3–4  $\mu\text{m}$  en su parte más ancha, siendo significativamente más fina en los ápices; cara proximal de superficie psilada; cara distal finamente rugulada; elementos esculturales de menos de 1  $\mu\text{m}$  de altura.

Esporas de esta especie han sido identificadas de forma puntual en sedimentos del Oligoceno de Alemania (Krutzsch, 1963b; Herrman, 2007) y Mioceno de Polonia (Kohlman-Adamska, 1993). En As Pontes aparecen abundantemente en los niveles D-1, A-8 y  $\alpha$ -5.

Género *Hamulatisporis* Krutzsch 1959 emend. Srivastava 1975

*Hamulatisporis rarus* (Doktorowicz-Hrebnicka 1960 ex Krutzsch 1963) Ważyńska en  
Stuchlik *et al.* 2001

Lám. 3, figs. 26–28

1960 – *Lycopodium*-Typ innundatoidalny Potonié, Thomson, Thiergart forma *rara*; Doktorowicz-Hrebnicka, p. 74, lám. 16, figs. 15–16.

1963 – *Camarozonosporites* (*Hamulatisporis*) *rarus* (Doktorowicz-Hrebnicka) Krutzsch, p. 130, lám. 46, figs. 1–16.

2001 – *Hamulatisporis rarus* (Doktorowicz-Hrebnicka ex Krutzsch) Ważyńska; Stuchlik *et al.*, p. 19, lám. 4, fig. 6.

2002 – *Camarozonosporites* (*Hamulatisporis*) *rarus* (Doktorowicz-Hrebnicka) Krutzsch; Cavagnetto, p. 168, lám. 4, fig. 9.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular-redondeado en vista polar; diámetro ecuatorial de aproximadamente 32  $\mu\text{m}$ ; laesura muy conspicua, de radios rectos que se acercan a la zona ecuatorial; márgenes de los radios con la esporodermis plegada formando estructuras que van desde la zona polar hasta los ápices en la zona ecuatorial; esporodermis de 2–3  $\mu\text{m}$  de grosor máximo en la parte media de la parte interapical del contorno ecuatorial y significativamente más fina en los ápices; cara distal prácticamente psilada; cara proximal con un tipo de ornamentación rugulada consistente en elementos esculturales dispuestos

irregularmente, de diferentes grosores y ángulos, que forman un patrón con forma de laberinto (hamulado).

*H. rarus* ha sido identificada puntualmente en el Oligoceno de Alemania (Pross *et al.*, 2001) y el Neógeno de Polonia (Ziemińska-Tworzydło, 1974; Stuchlik *et al.*, 2001). La morfología de estas esporas permite relacionarlas con especies plurirregionales de la sección *Caroliniana* (J.G. Bruce) B. Øllg. del género *Lycopodiella*, que agrupa plantas que habitan regiones tropicales de América y África, y zonas templadas de Asia. En As Pontes se han contabilizado únicamente dos ejemplares en los niveles D-1 y  $\alpha$ -5.

#### Género *Inundatisporis* (Krutzsch 1963) Srivastava 1972

A diferencia de las formas incluidas en los géneros *Camarozonosporites* y *Hamulatisporis*, las esporas de *Inundatisporis* no poseen engrosamiento de su esporodermis en la parte media de la zona interapical. El género *Inundatisporis* fue creado para designar a las esporas fósiles con morfología similar a las actuales de *Lycopodiella* sección *Lycopodiella*. Esta sección alberga especies cosmopolitas, por lo que se ha considerado que el origen de las esporas fósiles de *Inundatisporis* es plurirregional.

*Inundatisporis* cf. *granulus* (Krutzsch 1963) Ważyńska en Stuchlik *et al.* 2001

Lám. 3, fig. 25

1963 – *Camarozonosporites* (*Inundatisporis*) *granulus* Krutzsch, p. 134, lám. 48, figs. 1–10.  
2001 – *Inundatisporis granulus* (Krutzsch) Ważyńska; Stuchlik *et al.*, p. 19, lám. 4, fig. 7.

Espora trileta, radiosimétrica, de contorno subcircular en vista polar; diámetro ecuatorial máximo de 32  $\mu\text{m}$ ; laesura conspicua de radios rectos que se acercan a la zona ecuatorial; superficie de la esporodermis rugulada, con elementos esculturales de poco relieve (menores de 0,5  $\mu\text{m}$  de altura).

Ha sido identificada en el Mioceno Inferior de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2001) y en el Mioceno Superior y Plioceno de Alemania (Krutzsch, 1963b). En As Pontes tan solo se ha identificado un espécimen atribuible a esta especie en el nivel F-3.

#### Género *Retitriletes* Pierce 1961 emend. Döring, Krutzsch, Mai & Schulz en Krutzsch 1963



*Retitriletes cf. pseudoclavatus* Krutzsch 1963

Lám. 4, figs. 9-11

1963 – *Retitriletes pseudoclavatus* Krutzsch, p. 110, lám. 36, figs. 1–11.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular-redondeado en vista polar; diámetro ecuatorial máximo: 30–32  $\mu\text{m}$ ; laesura con radios que se acercan a la zona ecuatorial; cara distal con ornamentación de la superficie de la esporodermis reticulada; ornamentación de la cara proximal caracterizada por un retículo que queda restringido a la zona ecuatorial, perdiéndose a medida que se acerca a la parte central de la espora en la que quedan elementos esculturales desorganizados que no constituyen una verdadera reticulación; muri de hasta 4  $\mu\text{m}$  de altura; diámetro ecuatorial de los lúmenes: 4–6  $\mu\text{m}$ .

Los especímenes de As Pontes se diferencian de *Retitriletes pseudoclavatus* Krutzsch por ser ligeramente más pequeños y poseer una reticulación que no está bien definida cerca de la laesura. Esporas de esta especie han sido citadas como raras en materiales del Oligoceno y Mioceno de Alemania (Thiele-Pfeiffer, 1980; Pross *et al.*, 2001), en el Neógeno de Hungría (Nagy, 1985) y noroeste de Polonia (Kohlman-Adamska, 1993). Estas esporas se pueden relacionar con especies actuales de origen arctoterciario de la sección *Lycopodium* del género *Lycopodium* L. Se trata de lycófitos cosmopolitas que se distribuyen por zonas templadas de todo el mundo. Se han identificado puntualmente cuatro especímenes en los niveles DC-1, B-1 y  $\epsilon$ -1.

Familia **Selaginellaceae** Willk. 1854

Género *Echinatisporis* Krutzsch 1959

*Echinatisporis clavatus* Kohlman-Adamska en Stuchlik *et al.* 2001

Lám. 4, fig. 2

2001 – *Echinatisporis clavatus* Kohlman-Adamska; Stuchlik *et al.*, p. 25, lám. 11, fig. 3.

Espora trileta, radiosimétrica, de contorno triangular-redondeado, casi circular, en vista polar; diámetro ecuatorial de aproximadamente 30  $\mu\text{m}$ ; laesura con comisuras (líneas de dehiscencia que aparecen en la laesura) onduladas que alcanzan la zona ecuatorial en vista

polar (en la descripción original de la especie se menciona que la longitud de los radios del laesura es de  $\frac{3}{4}$  del radio de la espora); superficie de la esporodermis baculada y clavada.

Esta especie se diferencia de todas las demás del género por la presencia conjunta en su superficie de elementos esculturales de diferente morfología, principalmente báculas y clavos. Únicamente se ha encontrado de forma escasa en el Neógeno de Polonia (Kohlman-Adamska, 1993). Se puede relacionar con las esporas actuales de la especie de origen paleotropical *Selaginella delicatula* (Desvaux ex Poiret) Alston, que habita en el suroeste asiático (China, Vietnam, Myanmar) (Stuchlik *et al.*, 2001). Se ha identificado un único espécimen en el nivel H-1.

*Echinatisporis cycloides* Krutzsch 1963

Lám. 4, figs. 5-6

1963 – *Echinatisporis cycloides* Krutzsch, p. 108, lám. 35, figs. 1–14.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular-redondeado, casi circular en vista polar; diámetro ecuatorial: 40–45  $\mu\text{m}$ ; laesura poco conspicua, que alcanza la zona ecuatorial; superficie de la esporodermis ornamentada de espinas cónicas con la punta recurvada de hasta 6  $\mu\text{m}$  de longitud.

Ha sido citada en el Rupeliense de la Cuenca de París (Châteauneuf, 1980), el Chattiense de Alemania (Krutzsch, 1963c) y el Mioceno de Alemania (Thiele-Pfeiffer, 1980). Estas esporas presentan similitud con las de las especies del género de origen plurirregional *Selaginella* PB., al que pertenecen unas 750 especies distribuidas en zonas tropicales y templadas de ambos hemisferios. Se han identificados de manera puntual en el nivel  $\beta$ -6.

*Echinatisporis miocenicus* Krutzsch & Sontag en Krutzsch 1963

Lám. 4, figs. 3-4

1963 – *Echinatisporis miocenicus* Krutzsch & Sontag; Krutzsch, p. 110, lám. 36, figs. 6–13.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular con caras ligeramente convexas en vista polar; ápices redondeados en vista polar; diámetro ecuatorial: 30–38  $\mu\text{m}$  (sin tener en cuenta la longitud de los elementos ornamentales); laesura de radios rectos que alcanzan la zona ecuatorial; superficie de la esporodermis cubierta de espinas distribuidas más o menos

homogéneamente; espinas rectas o curvadas de 3–5  $\mu\text{m}$  de longitud, con bases anchas y ápices estrechos, a veces agudos.

*E. miocenicus* ha sido citada en el Neógeno de Alemania y Polonia (Thiele-Pfeiffer, 1980; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994). Del mismo modo que la especie anterior, presenta grandes similitudes con esporas de distintas especies del género *Selaginella*. Se han identificado puntualmente en el nivel DC-3.

*Echinatisporis* sp. 1

Lám. 4, fig. 8

Espora trileta, radiosimétrica; laesura poco conspicua. Esta espora es similar a *E. cycloides* en tamaño y forma, pero se diferencia fundamentalmente de esta especie en la morfología de las espinas, que están más ensanchadas en la base y tienen forma de botella. Únicamente se ha encontrado un espécimen en el nivel F-3.

*Echinatosporis* sp. 2

Lám. 4, fig. 2

Espora trileta, radiosimétrica, de contorno triangular-redondeado, casi circular en vista polar; diámetro ecuatorial de aproximadamente 35  $\mu\text{m}$ ; laesura conspicua y ligeramente ondulada que en vista polar alcanza la zona ecuatorial; superficie de la esporodermis equinada.

Esta espora es similar a *E. cycloides* en tamaño y forma, pero se diferencia fundamentalmente de esta especie en la morfología de las espinas, que son cónicas y tienen hasta 3  $\mu\text{m}$  de longitud. Solamente hemos hallado un ejemplar en el nivel  $\phi$ -3.

Género *Lusatisporis* Krutzsch 1963

*Lusatisporis* cf. *punctatus* Krutzsch 1963

Lám. 4, fig. 1

1963 – *Lusatisporis punctatus* Krutzsch, p. 98, lám. 30, figs. 1–8.

Espora trileta, radiosimétrica, de contorno triangular-redondeado, notablemente irregular y con caras convexas en vista polar; diámetro ecuatorial de alrededor de 35  $\mu\text{m}$ ; esporodermis de 2–2,5  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios que se acercan a la zona ecuatorial; la pared de los márgenes de los radios forma pliegues ondulados a lo largo de toda su longitud; superficie de la esporodermis ligeramente punteada.

El espécimen identificado en As Pontes tiene un tamaño menor que el holotipo designado por Krutzsch (1963c), de aproximadamente 50  $\mu\text{m}$ . En Europa, esta especie ha sido citada en el Oligoceno de Eslovenia (Bruch, 1998) y en el Mioceno Medio de Alemania y centro de Polonia (Krutzsch, 1963c; Thiele-Pfeiffer, 1980; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994) siempre de forma puntual. Es morfológicamente similar a las esporas actuales de *Selaginella selowii* Hieron. (Stuchlik *et al.*, 2001), especie que parece tener un origen plurirregional. El ejemplar estudiado ha sido encontrado en el nivel E-4.

## **Monilophyta (Polypodiophyta)**

Familia **Davalliaceae** Schomb. 1848

Género *Verrucatosporites* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

*Verrucatosporites alienus* (Potonié 1931) Thomson & Pflug 1953

Lám. 7, fig. 1

1931 – *Sporonites alienus* Potonié, p. 556, fig. 1.

1953 – *Verrucatosporites alienus* (Potonié) Thomson & Pflug, p. 60, lám. 3, figs. 47–48.

2002 – *Verrucatosporites alienus* (Potonié) Thomson & Pflug; Cavagnetto, p. 169.

Esporas monoletas, bilaterales, con forma arrañada en vista ecuatorial; longitud del eje polar de aproximadamente 55  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial de unas 38  $\mu\text{m}$ ; laesura de aproximadamente 32  $\mu\text{m}$ ; superficie de la esporodermis averrugada, con elementos esculturales de diferentes tamaños, de hasta 6  $\mu\text{m}$  de diámetro en la base y 4  $\mu\text{m}$  de longitud.

*V. alienus* ha sido identificada de manera puntual en sedimentos del Paleoceno de Bélgica (Roche, 1969), Oligoceno del norte de Turquía, suroeste de Inglaterra y Eslovenia (Akyol, 1971; Boulter & Craig, 1979; Bruch, 1998) y de manera común desde el Oligoceno Superior al Mioceno Medio en Alemania y sur de Polonia (Thiele-Pfeiffer, 1980; Stuchlik *et al.*, 2001). Estas esporas se pueden relacionar con helechos actuales de la familia Davalliaceae, en concreto con la especie de origen paleotropical *Davallia trichomanoides* Blume,

distribuida en Nepal, China, Taiwán, Japón, Birmania y Vietnam (Stuchlik *et al.*, 2001). En los recuentos de esta Tesis se ha agrupado en el taxón *Verrucatosporites* spp. debido a la dificultad de diferenciar rutinariamente esta especie del resto de especies del género. Hemos podido confirmar su presencia esporádica en Aα-1, sin poder descartarse que aparezca en más niveles.

Familia **Dennstaedtiaceae** Pic. Serm. 1970

Género ***Leiotriletes*** (Naumova 1937) Potonié & Kremp 1954

*Leiotriletes microlepioidites* Krutzsch 1962

Lám. 4, fig. 12

1962 – *Leiotriletes microlepioidites* Krutzsch, p. 30, lám. 8, figs. 1–18.

2002 – *Leiotriletes microlepioidites* Krutzsch; Cavagnetto, p. 165.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular con caras cóncavas en vista polar; diámetro ecuatorial de aproximadamente 20 µm; laesura de radios rectos que alcanzan  $\frac{3}{4}$  del radio de la espora; superficie de la esporodermis psilada.

Esta especie aparece siempre de forma muy escasa desde el Oligoceno superior hasta el Mioceno Medio del sur de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2001). Los autores citados la relacionan con el género actual de origen paleotropical *Microlepia* C. Presl, que habita regiones tropicales y tropicales de Asia y África. Se ha encontrado puntualmente en As Pontes en los niveles DC-3 y δ-2.

Género ***Verrucatosporites*** Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

*Verrucatosporites favus* (Potonié 1931) Thomson & Pflug 1953

Lám. 7, figs. 3-4

1931 – *Polypodii (?) -sporonites favus* Potonié, p. 556, fig. 3.

1953 – *Verrucatosporites favus* (Potonié) Thomson & Pflug, p. 60, lám. 3, figs. 52–55; lám. 4, figs. 1–3.

2002 – *Verrucatosporites favus* (Potonié) Thomson & Pflug; Cavagnetto, p. 169.

Esporas monoletas, bilaterales, con forma arrañonada en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 49–50  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial de aproximadamente 37  $\mu\text{m}$ ; laesura de unas 30  $\mu\text{m}$ ; superficie de la esporodermis averrugada, con elementos esculturales de tamaño variable, de 3  $\mu\text{m}$  de diámetro en la base y longitud de hasta 2  $\mu\text{m}$ .

Ejemplares de esta especie han sido identificados en el Eoceno y Oligoceno de Alemania, Turquía y Eslovenia (Thomson & Pflug, 1953; Akyol, 1971; Bruch, 1998; Herrman, 2007) y en el Mioceno del oeste de Alemania (Thiele-Pfeiffer, 1980). Se pueden relacionar con helechos de origen plurirregional del género *Paesia* J. Saint-Hilaire, que se encuentra principalmente distribuido en regiones tropicales y subtropicales de Centro y Sudamérica y Malasia. En el estudio cuantitativo de este trabajo se ha incluido en el taxón *Verrucatosporites* spp. debido a la dificultad que tiene el distinguirla del resto de las especies del género. Podemos confirmar su presencia de forma puntual en los niveles F-1 y  $\phi$ -1.

*Verrucatosporites histiopteroides* Krutzsch 1962

Lám. 7, figs. 5-6

1962 – *Verrucatosporites histiopteroides* Krutzsch, p. 269, lám. 2, figs. 1–6.

2002 – *Verrucatosporites histiopteroides* Krutzsch; Cavagnetto, p. 169.

Esporas monoletas, bilaterales, con forma arrañonada en vista ecuatorial; longitud del eje polar de aproximadamente 58  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial de unas 42  $\mu\text{m}$ ; laesura de hasta 42  $\mu\text{m}$ ; superficie de la esporodermis averrugada, con elementos esculturales de tamaño variable y forma marcadamente irregular, de alrededor de 7  $\mu\text{m}$  en la base por 8  $\mu\text{m}$  de longitud.

*V. histiopteroides* ha sido identificada en el Oligoceno de Eslovenia (Bruch, 1998) y el Oligoceno superior–Neógeno de Polonia (Ziemińska-Tworzydło, 1974). Estas esporas se pueden relacionar con helechos de origen paleotropical de la especie *Histiopteris incisa* (Thunberg) J. Smith, que habita en regiones pantropicales de Sudamérica, África, Asia y Oceanía. Como en casos anteriores, esta especie se ha contabilizado como *Verrucatosporites* spp. Hemos podido concretar su presencia puntual en el nivel  $\beta$ -8.

Familia **Gleicheniaceae**

Género *Concavisporites* Pflug en Thomson & Pflug 1953 emend. Delcourt & Sprumont 1955

*Concavisporites hungaricus* Kedves 1973

Lám. 5, fig. 7

1973 – *Concavisporites* (*Concavisporites*) *hungaricus* Kedves, p. 38, lám. 9, figs. 5–7.

2002 – *Concavisporites* (*Concavisporites*) *hungaricus* Kedves; Cavagnetto, p. 167.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular, con caras cóncavas en vista polar; diámetro ecuatorial de aproximadamente 28  $\mu\text{m}$ ; laesura con radios que en vista polar se acercan a la zona ecuatorial; torus presente, aunque no siempre conspicuo; superficie de la esporodermis con ornamentación indistinta.

Esta especie fue descrita en sedimentos del Paleógeno de Hungría (Kedves, 1973) y es escasa en el registro fósil del Cenozoico. Se han identificado dos especímenes de esta especie en el nivel  $\alpha$ -5.

*Concavisporites minimus* Krutzsch 1962

Lám. 5, figs. 8-9

1962 – *Concavisporites* (*Obtusisporis*) *minimus* Krutzsch, p. 106, lám. 46, figs. 1–14.

2002 – *Concavisporites* (*Obtusisporis*) sp.; Cavagnetto, p. 167, lám. 2, figs. 6–7.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular, con caras cóncavas en vista polar; diámetro ecuatorial: 18–20  $\mu\text{m}$ ; laesura con comisuras onduladas, que llegan hasta el margen ecuatorial; torus presente, poco conspicuo, solamente observable en algunos especímenes; superficie de la esporodermis psilada o con ornamentación indistinta.

Esta especie fue descrita en sedimentos del Mioceno de Alemania e incluida en el subgénero *Obtusisporis* Krutzsch (Krutzsch, 1962b). También ha sido citada en el Eoceno (Priabonense) de la Cuenca de París (Châteauneuf, 1980). En As Pontes se han contabilizado 18 especímenes que se han encontrado puntualmente en 14 niveles distribuidos a lo largo de toda la secuencia: L-4, H-3, E-1, E-6, A $\alpha$ -2, A $\alpha$ -3,  $\beta$ -2,  $\beta$ -10,  $\beta$ -12,  $\delta$ -5,  $\delta$ -6,  $\epsilon\phi$ -2 y  $\phi$ -5.

*Concavisporites rugulatus* Pflug en Thomson & Pflug 1953

Lám. 5, figs. 11-12

1953 – *Concavisporites rugulatus* Pflug; Thomson & Pflug, p. 49, lám. 1, figs. 19–23.  
2002 – *Concavisporites (Concavisporites) rugulatus* Pflug; Cavagnetto, p. 167, lám. 2, figs. 14–15.

Espora trileta, radiosimétrica, de contorno triangular y caras cóncavas en vista polar; diámetro ecuatorial: 25–30 µm; laesura de radios rectos que alcanzan  $\frac{3}{4}$  de la longitud del radio de la espora; torus conspicuo a lo largo de toda la longitud de los radios llegando al contorno ecuatorial; esporodermis engrosada en la zona interr radial, siendo más delgada en los ápices; superficie de la esporodermis rugulada, especialmente en la cara distal.

Esta especie fue descrita en el Eoceno centroeuropeo, en donde se ha encontrado de forma común (Thomson & Pflug, 1953). *C. rugulatus* ha sido identificada a partir de un solo espécimen en el nivel A-8.

#### Género *Neogenisporis* Krutzsch 1962

##### *Neogenisporis crassicus* Krutzsch 1962

Lám. 5, figs. 13-14

1962 – *Neogenisporis crassicus* Krutzsch, p. 90, lám. 38, figs. 1–5.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular con las caras ligeramente cóncavas o casi rectas en vista polar; diámetro ecuatorial: 40–45 µm; laesura de comisuras rectas que en vista polar alcanzan la zona ecuatorial; en la cara distal, presencia de pliegues de la esporodermis que forman una estructura similar a un torus; esporodermis engrosada en la zona interr radial, donde llega a alcanzar hasta 5 µm de grosor; superficie de la esporodermis psilada.

Considerando el tamaño de los especímenes estudiados, algunos de ellos son más pequeños (35 µm) y tienen la esporodermis más fina (3 µm como máximo) que los ejemplares que utilizó Krutzsch (1962b) para describir la especie (con unos 50 µm de diámetro ecuatorial y esporodermis de 4,5–5 µm). Ha sido citada en sedimentos de edad Rupeliense de la Cuenca de París (Châteauneuf, 1980). Estas esporas se pueden relacionar con helechos de origen paleotropical del género *Hicriopteris* C. Presl, que cuenta con diez especies que se distribuyen por zonas tropicales del Hemisferio Norte. En As Pontes se han identificado puntualmente 19 especímenes en nueve niveles distribuidos a lo largo de la secuencia (L-2,



F-3, E-1, DC-2, DC-3, A $\alpha$ -1,  $\beta$ -6,  $\beta$ - $\gamma$  y  $\delta$ -7), siendo ligeramente más frecuentes en E-1 y  $\beta$ - $\gamma$ .

*Neogenisporis* fsp. 2 en Krutzsch 1962

Lám. 5, fig. 15

1962 – *Neogenisporis* fsp. 2; Krutzsch, p. 100, lám. 43, figs. 10–18.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular, con caras rectas o ligeramente cóncavas en vista polar; diámetro ecuatorial de aproximadamente 30  $\mu$ m; laesura con radios rectos que alcanzan  $\frac{3}{4}$  del radio de la espора; torus muy conspicuo en la cara distal, que se desarrolla desde un ápice a otro; esporodermis con espesor uniforme; ornamentación de la superficie de la esporodermis prácticamente lisa.

Esta especie, identificada de manera puntual en el nivel A $\alpha$ -1, fue descrita en sedimentos del Mioceno de Alemania (Krutzsch, 1962a).

Familia **Lygodiaceae** M. Roem. 1840

Género *Corrugatisporites* Thomson & Pflug 1953

En As Pontes se han identificado 74 especímenes atribuidos a este género que aparecen puntualmente en doce niveles distribuidos en la mitad inferior la secuencia (J-3, J-6, I-4, H-1, H-11, H-G, G-1, DC-1, DC-3, A-2, A $\alpha$ -1 y A $\alpha$ -3) y de forma común en los niveles I-1 y G-2. Las esporas de *Corrugatisporites* se pueden relacionar con helechos actuales del género *Lygodium* Sw., que tiene un origen paleotropical. Hemos podido confirmar la presencia de una especie formalmente descrita y una forma que no se ha podido atribuir a ninguna de las especies descritas para el género.

*Corrugatisporites multivallatus* (Pflug en Thomson & Pflug 1953) Planderová 1990

Lám. 6, figs. 1-2

1953 – *Corrugatisporites solidus* Potonié subsp. *multivallatus* Pflug; Thomson & Pflug, p. 55, lám. 2, figs. 37–38.

1990 – *Corrugatisporites multivallatus* (Pflug) Planderová, p. 32, lám. 20, figs. 10–13.

2002 – *Trilites multivallatus* (Pflug) Krutzsch; Cavagnetto, p. 167.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular y lados prácticamente rectos en vista polar; diámetro ecuatorial: 40–45  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que terminan próximos a la región ecuatorial y en algunos especímenes la alcanzan; superficie de la esporodermis rugulada en su totalidad, siendo las estructuras ornamentales más elevadas y conspicuas en la cara distal y en los ápices de la espora.

*C. multivallatus* es común en el Cenozoico europeo, habiendo sido citada en el Bartonense de la Cuenca de París (Châteauneuf, 1980), en el Oligoceno de Eslovenia, suroeste de Turquía y oeste de Alemania (Bruch, 1998; Akkiraz & Akgün, 2005; Herrman, 2007) y en el Mioceno del oeste de Alemania (Thiele-Pfeiffer, 1980). En los estudios cuantitativos de esta Tesis, esta especie y la siguiente han sido agrupadas en el taxón *Corrugatisporites* spp. Se encuentra presente en los niveles A-2 y A $\alpha$ -1.

*Corrugatisporites* sp. 1

Lám. 6, figs. 3-4

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular con lados rectos o ligeramente convexos en vista polar; diámetro ecuatorial de 45–55  $\mu\text{m}$ ; laesura sin margo, con radios que alcanzan  $\frac{3}{4}$  del radio de la espora; superficie de la esporodermis rugulada en su totalidad, con estructuras homogéneas distribuidas sobre toda la espora.

Se diferencia fundamentalmente de *C. multivallatus* en su tamaño, ligeramente mayor, y en el relieve de la ornamentación, que es homogéneo en toda la superficie. Esta forma es menos común en As Pontes que *C. multivallatus*. Aparece en el nivel H-11.

Género *Leiotriletes* (Naumova 1937) Potonié & Kremp 1954

Hemos atribuido 2.282 especímenes a al taxón *Leiotriletes* spp. Esporas de este género se han hallado en la mayor parte de los niveles estudiados, concretamente en 85 niveles distribuidos a lo largo de toda la secuencia, siendo abundantes en muchos de ellos. Todas las especies identificadas se han considerado en los estudios cuantitativos como *Leiotriletes* spp.

*Leiotriletes maximus* (Pflug en Thomson & Pflug 1953) Krutzsch 1959

Lám. 4, figs. 17-18

1953 – *Divisporites maximus* Pflug; Thomson & Pflug, p. 52, lám. 1, figs. 57–58.

1959 – *Leiotriletes maximus* (Pflug) Krutzsch, p. 57.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular-redondeado en vista polar; diámetro ecuatorial: 65–75  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que en vista polar no alcanzan la región ecuatorial; radios bifurcados en su extremo final, que en algunas ocasiones muestran un *labrum* poco conspicuo; espesor de la esporodermis: 1,5–2,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la esporodermis psilada.

*L. maximus* ha sido identificada de manera puntual en el Bartonense de la Cuenca de París (Châteauneuf, 1980) y, desde el Oligoceno al Mioceno Medio, en el centro y oeste de Polonia (Ziemińska-Tworzydło, 1974; Stuchlik *et al.*, 2001). Estas esporas se pueden relacionar con helechos actuales del género *Lygodium*, al cual pertenecen más de 40 especies distribuidas en latitudes tropicales y subtropicales de África, América, Asia y Australia. Se considera que tienen un origen paleotropical. Se ha hallado puntualmente en los niveles J-5 y F-2.

#### *Leiotriletes maxoides* Krutzsch 1962

Lám. 4, figs. 19

1962 – *Leiotriletes maxoides maxoides* Krutzsch, p. 18, lám. 2, figs. 1–5.

2002 – *Leiotriletes maxoides maxoides* Krutzsch *maxoides* Krutzsch; Cavagnetto, p. 165.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular-redondeado en vista polar; diámetro ecuatorial: 55–65  $\mu\text{m}$ ; laesura con radios que no alcanzan la región ecuatorial, dotados de labra y bifurcados en su extremo final; grosor de la esporodermis: 1–2  $\mu\text{m}$ , ligeramente ensanchada en los ápices; superficie de la esporodermis psilada.

*L. maxoides* se considera una especie rara en el Eoceno de la Cuenca de París (Châteauneuf, 1980), Oligoceno de Eslovenia y Alemania (Bruch, 1998; Herrman, 2007) y Mioceno Medio de Polonia y Alemania (Stuchlik, 1964; Thiele-Pfeiffer, 1980). Estas esporas también se pueden relacionar con helechos actuales del género *Lygodium*. Podemos confirmar su presencia puntual en los niveles H-11, E-3 y  $\beta$ -6.

#### *Leiotriletes aff. maxoides* Krutzsch 1952

Espora similar a la especie anteriormente descrita, de la que difiere por poseer una esporodermis significativamente más gruesa (3–4,5  $\mu\text{m}$ ) y por su menor tamaño (aproximadamente 45  $\mu\text{m}$ ).

Se han identificado dos esporas de este tipo en el nivel H-11.

*Leiotriletes wolffii* Krutzsch 1962

Lám. 4, figs. 15

1962 – *Leiotriletes wolffii wolffii* Krutzsch, p. 26, lám. 6, figs. 1–14.

2002 – *Leiotriletes wolffii* Krutzsch *wolffii* Krutzsch; Cavagnetto, p. 166.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular y lados rectos o ligeramente convexos en vista polar; diámetro ecuatorial de aproximadamente 40  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que se acercan a la región ecuatorial y poseen un *labrum* más o menos conspicuo; cara proximal más o menos cóncava, de modo que la comisura se encuentra en una parte deprimida de la espora; superficie de la esporodermis psilada.

Esta especie ha sido identificada en el Eoceno Medio de Turquía (Akkiraz *et al.*, 2006) y en el Oligoceno y Mioceno de Alemania, Polonia y Eslovenia (Krutzsch, 1962a; Thiele-Pfeiffer, 1980; Kohlman-Adamska, 1993; Bruch, 1998). En As Pontes se ha hallado de forma puntual en el nivel H-11.

Familia **Ophioglossaceae** Martinov 1820

Género *Ophioglossisporis* Nagy 1969

*Ophioglossisporis rotundus* Nagy 1969

Lám. 5, figs. 19-20

1969 – *Ophioglossisporis rotundus* Nagy, p. 323, lám. 15, figs. 1, 4.

2002 – *Ophioglossisporis rotundus* Nagy; Cavagnetto, p. 167.

Espora trileta, radiosimétrica, de contorno triangular-redondeado en vista polar; diámetro ecuatorial de 45  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que no alcanzan la zona ecuatorial; esporodermis de cerca de 3  $\mu\text{m}$  de grosor; parte externa del exosporio dos veces más gruesa que la parte interna; superficie de la esporodermis foveolada-averrugada; foveolas apenas

visibles al microscopio óptico, siendo las estructuras averrugadas las más conspicuas; verrugas fusionadas que dan lugar a un patrón rugulado de ornamentación.

Esta especie, que es escasa en el Cenozoico europeo, fue identificada en el Mioceno Medio del centro de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2001). Es morfológicamente similar a las de los géneros actuales *Ophioglossum* L. y *Ophioderma* (Blume) Endl., que habitan respectivamente en regiones templadas del Hemisferio Norte y en zonas tropicales de Asia. Se ha identificado un único ejemplar en el nivel E-1.

#### Familia **Osmundaceae** Martinov 1820

#### Género ***Baculatisporites*** Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

En As Pontes se han identificado 728 esporas atribuidas a este género. Se encuentran en 42 niveles distribuidos a lo largo de toda la secuencia, siendo especialmente abundantes E-4 y C-5. La morfología de estas esporas permite relacionarlas con el género actual *Osmunda* L., que reúne unas diez especies de origen plurrregional que habitan regiones tropicales y templadas de todo el mundo. Hemos identificado cuatro especies y una forma que no se ha podido atribuir a ninguna de ellas. Todas se han considerado como *Baculatisporites* spp. en el estudio cuantitativo de este trabajo.

#### *Baculatisporites nanus* (Wolff 1934) Krutzsch 1959

Lám. 6, fig. 5

1934 – *Sporites nanus* Wolff, pp. 66–67, lám. 5, fig. 9.

1959 – *Baculatisporites nanus* (Wolff) Krutzsch, p. 140.

2002 – *Baculatisporites nanus* (Wolff) Krutzsch; Cavagnetto, p. 167.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno circular en vista polar; diámetro ecuatorial: 35–40  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que se acercan a la zona ecuatorial, con los márgenes ligeramente engrosados; superficie de la esporodermis baculada, con buena parte de las báculas de más de 1  $\mu\text{m}$  de longitud y ápices redondeados.

Esta especie ha sido citada en el Eoceno del oeste de Turquía (Akkiraz *et al.*, 2006) y en el Neógeno de Alemania, Polonia y Hungría (Krutzsch, 1959a; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Thiele-Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994). En As Pontes se ha hallado de forma puntual en los niveles F-1 y A-8.

*Baculatisporites ovalis* Kedves 1973

Lám. 6, fig. 6

1973 – *Baculatisporites ovalis* Kedves, p. 40, lám. 10, figs. 5–6.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno elíptico u oval en vista polar; diámetro ecuatorial de aproximadamente 45  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que alcanzan el ecuador de la espora, con márgenes ligeramente engrosados; superficie de la esporodermis baculada; báculas de entre 1–2  $\mu\text{m}$  de longitud.

Esta especie ha sido citada en el Eoceno del oeste de Turquía (Akkiraz *et al.*, 2006). Se ha encontrado de forma escasa en el Cenozoico europeo. Fue descrita en sedimentos del Neógeno de Hungría (Kedves, 1973). En As Pontes ha aparecido puntualmente en el nivel A $\alpha$ -1.

*Baculatisporites primarius* (Wolff 1934) Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

Lám. 6, figs. 7-8

1934 – *Sporites primarius* Wolff, p. 66, lám. 5, fig. 8.

1953 – *Baculatisporites primarius* (Wolff) Pflug & Thomson; Thomson & Pflug, p. 56, lám. 2, fig. 51.

2002 – *Baculatisporites primarius* (Wolff) Pflug & Thomson; Cavagnetto, p. 167.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno circular en vista polar; diámetro ecuatorial: 50–60  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que no alcanzan la zona ecuatorial de la espora; esporodermis de 1  $\mu\text{m}$  o menos de grosor; superficie de la esporodermis baculada; báculas de diferentes tamaños y formas.

*B. primarius* es una de las especies de *Baculatisporites* más comunes en el Cenozoico europeo. Ha sido identificada en el Eoceno Medio y Priabonense de Alemania y la Cuenca de París, respectivamente (Thomson & Pflug, 1953; Châteauneuf, 1980), Oligoceno de Eslovenia, Alemania y suroeste de Turquía (Bruch, 1998; Pross *et al.*, 2001; Akkiraz & Akgün, 2005; Herrman, 2007) y Neógeno de Polonia, Alemania y Hungría (Stuchlik, 1964; Thiele-Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985; Kohlman-Adamska, 1993; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994). Ha sido identificada esporádicamente en los niveles F-1 y E-4.

*Baculatisporites quintus* (Thomson & Pflug 1953) Krutzsch 1967

Lám. 6, fig. 9

1953 – *Rugulatisporites quintus* Thomson & Pflug, p. 56, lám. 2, figs. 44–47.

1967 – *Baculatisporites quintus* (Thomson & Pflug) Krutzsch, p. 48, lám. 6, figs. 1–9.

2002 – *Baculatisporites quintus* (Thomson & Pflug) Krutzsch; Cavagnetto, p. 167.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno prácticamente circular en vista polar; diámetro ecuatorial de 45–50  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos y estrechos que alcanzan el ecuador de la espora; superficie de la esporodermis baculada; báculas cortas (alrededor de 1  $\mu\text{m}$ ) y tan anchas como altas, o incluso más anchas que altas, constituyendo estructuras averrugadas; báculas fusionadas basalmente en parte de la superficie de la espora, dando lugar a un patrón rugulado.

La especie *Baculatisporites irenae* Kohlman-Adamska presenta un gran parecido con algunas de las subespecies descritas por Krutzsch (1967) para *B. quintus*. Su autora no reconoce la combinación realizada por el citado autor y defiende la existencia del basiónimo *Rugulatisporites quintus* Thomson & Pflug, que poseería un tamaño de 60–80  $\mu\text{m}$ . *B. irenae* únicamente se diferenciaría de *R. quintus* por su menor tamaño y por poseer una forma redondeada-triangular. Los especímenes de As Pontes son muy parecidos en tamaño y forma a *B. quintus rugulatooides* descrita por Krutzsch (1967), razón por la cual se ha seguido el criterio de este autor y han sido asignados a esta especie.

Concretamente, *B. quintus* ha sido citada en el Oligoceno de Alemania, de la Cuenca de París y Eslovenia (Krutzsch, 1967; Châteauneuf, 1980; Bruch, 1998; Herrman, 2007). En As Pontes se ha hallado puntualmente en el nivel F-2.

*Baculatisporites* sp. 1

Lám. 6, fig. 10

Esporas triletas radiosimétricas, de contorno subcircular-elíptico en vista polar; diámetro ecuatorial máximo de 48  $\mu\text{m}$ ; diámetro ecuatorial mínimo de aproximadamente 39  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios ligeramente curvados y bifurcados en su parte final, que no alcanzan la zona ecuatorial; esporodermis de aproximadamente 2  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la esporodermis baculada; báculas de diferentes tamaños y formas, la mayor parte de ellas menores de 0,5  $\mu\text{m}$ .

Esta espora se diferencia del resto de especies de *Baculatisporites* identificadas en As Pontes por la reducida longitud de las báculas de su superficie. Se ha encontrado en As Pontes de forma escasa en el nivel A-techo.

Familia **Polypodiaceae** J. Presl & C. Presl 1822

Género *Verrucatosporites* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

*Verrucatosporites bockwitzensis* Krutzsch 1967

Lám. 7, figs. 2

1967 – *Verrucatosporites bockwitzensis* Krutzsch, p. 190, lám. 71, figs. 1–3.

2002 – *Verrucatosporites bockwitzensis* Krutzsch; Cavagnetto, p. 169.

Esporas monoletas, bilaterales, de contorno arriñonado en vista ecuatorial; longitud del eje polar de aproximadamente 45  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial de unas 37  $\mu\text{m}$ ; laesura de 22–25  $\mu\text{m}$  de longitud; esporodermis gruesa, de aproximadamente 3  $\mu\text{m}$  de espesor; superficie de la esporodermis averrugada, con elementos esculturales redondeados de tamaños variables, de hasta 4,5  $\mu\text{m}$  de diámetro basal y unos 4  $\mu\text{m}$  de longitud.

Esta especie, aunque fue descrita en sedimentos del Oligoceno de Alemania (Krutzsch, 1967), es rara en el Cenozoico europeo, pudiéndose relacionar con helechos plurirregionales de la familia Polypodiaceae. En el estudio cuantitativo de este trabajo ha sido incluida en el taxón *Verrucatosporites* spp. debido a la dificultad para diferenciarla del resto de especies del género. Se ha confirmado su presencia en As Pontes en el nivel  $\beta$ -4.

*Verrucatosporites irregularis* Krutzsch 1967

Lám. 7, fig. 7

1967 – *Verrucatosporites irregularis* Krutzsch, p. 192, lám. 72, figs. 5–8.

Esporas monoletas, bilaterales, de contorno arriñonado en vista ecuatorial; longitud del eje polar de aproximadamente 48  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial de unas 31  $\mu\text{m}$ ; lesura de 22  $\mu\text{m}$  de longitud; superficie de la esporodermis cubierta de numerosas verrugas de tamaño variable, de hasta 3  $\mu\text{m}$  de diámetro basal y longitud de 1–2  $\mu\text{m}$ .



Estas esporas han sido citadas en el Neógeno de Polonia y el Plioceno y Pleistoceno de Alemania (Kruttsch, 1967; Ziemińska-Tworzydło, 1974). Se pueden relacionar con diferentes especies plurirregionales de los géneros *Microgramma* C. Presl, *Campyloneurum* C. Presl y *Polypodium* L. En el estudio cuantitativo de esta Tesis Doctoral también ha sido incluida en el taxón *Verrucatosporites* spp. Podemos concretar su aparición en As Pontes de forma escasa en el nivel C-5.

*Verrucatosporites megabalticus* Kruttsch 1967

Lám. 7, fig. 8

1967 – *Verrucatosporites megabalticus* Kruttsch, p. 180, lám. 66, figs. 1–3.

2002 – *Verrucatosporites megabalticus* Kruttsch; Cavagnetto, p. 169.

Esporas monoletas, bilaterales, de contorno arriñonado en vista ecuatorial; longitud del eje polar de aproximadamente 45  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial de unas 29  $\mu\text{m}$ ; laesura de alrededor de 30  $\mu\text{m}$  de longitud; superficie de la esporodermis averrugada, con elementos esculturales de tamaño variable y forma marcadamente irregular, de hasta 6  $\mu\text{m}$  de diámetro basal y hasta 7  $\mu\text{m}$  de longitud.

Estas esporas han sido citadas en el Oligoceno de Alemania y de la Cuenca de París (Kruttsch, 1967; Châteauneuf, 1980) y el Neógeno del sur de Polonia (Ziemińska-Tworzydło, 1974). Se pueden relacionar con helechos del género *Polypodium*. Como las especies descritas anteriormente y por las mismas razones, ha sido incluida en el taxón *Verrucatosporites* spp. Se ha hallado puntualmente en el nivel A-8.

Familia **Pteridaceae** E.D.M. Kirchn. 1831

Género ***Polypodiaceoisporites*** Potonié 1951 ex Potonié 1956

*Polypodiaceoisporites lusaticus* Kruttsch 1967

Lám. 5, figs. 24, 28

1967 – *Polypodiaceoisporites lusaticus* Kruttsch, p. 112, lám. 38, figs. 1–16.

2002 – *Polypodiaceoisporites lusaticus* Kruttsch; Cavagnetto, p. 168.

Espora trileta, radiosimétrica, cingulada, de contorno triangular y lados ligeramente cóncavos en vista polar; cíngulo de hasta 3–4  $\mu\text{m}$  de anchura que se estrecha ligeramente en los ápices; diámetro ecuatorial, incluyendo el cíngulo, de aproximadamente 35  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que en vista polar se aproximan al cíngulo; superficie distal de la esporodermis averrugada, con las verrugas fusionadas dando lugar a una escultura rugulada; superficie proximal de la esporodermis averrugada, con las verrugas fusionadas alrededor de los radios de la laesura.

Esta especie fue descrita en sedimentos del Oligoceno de Alemania (Krutzsch, 1967) y ha sido citada en el Neógeno de Hungría (Nagy, 1985). Krutzsch (1967) señaló la similitud de estas esporas con la especie actual *Pteris biaurita* L., de origen plurirregional. Hemos identificado un solo ejemplar en el nivel H-8.

Género *Verrucingulatisporites* Kedves 1961

*Verrucingulatisporites granulatus* Krutzsch 1967

Lám. 5, fig. 25

1967 – *Verrucingulatisporites granulatus granulatus* Krutzsch, p. 122, lám. 42, figs. 1–9.  
1967 – *Verrucingulatisporites granulatus grandis* Krutzsch, p. 122, lám. 42, figs. 12–14.

Esporas trileta, radiosimétrica, cingulada, de contorno triangular en vista polar; cíngulo formado por verrugas fusionadas en la base, de hasta 4  $\mu\text{m}$  de longitud; diámetro ecuatorial (incluyendo el cíngulo) de aproximadamente 40  $\mu\text{m}$ ; laesura con radios que se acercan al cíngulo sin llegar a alcanzarlo; superficie de la esporodermis cubierta de verrugas y báculos que se fusionan dando lugar a diferentes tipos de ornamentación en cada cara de la espora.

Esta especie fue descrita en el Chattiense de Alemania (Krutzsch, 1967), y aparece de forma poco usual en el Cenozoico europeo. Se pueden relacionar con helechos plurirregionales de la familia Pteridaceae (Stuchlik *et al.*, 2001). En As Pontes se ha identificado un único espécimen en el nivel F-3.

*Verrucingulatisporites undulatus* Nagy 1963

Lám. 5, figs. 26-27

1963 – *Verrucingulatisporites undulatus* Nagy, p. 400, lám. 1, figs. 7–8.

2002 – *Verrucingulatisporites undulatus* Nagy; Cavagnetto, p. 169.

Esporas triletas, radiosimétricas, cinguladas, de contorno triangular en vista polar; cíngulo compuesto de grandes estructuras averrugadas, de espesor muy variable en un mismo espécimen, que le dan aspecto ondulado; espesor máximo del cíngulo de unas 5  $\mu\text{m}$ ; diámetro ecuatorial (incluyendo el cíngulo) de aproximadamente 40–45  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que se aproximan y a veces alcanzan el cíngulo; superficie de la esporodermis cubierta de verrugas de tamaño y forma muy variable; en la cara distal estas verrugas se fusionan formando estructuras alargadas; en la cara proximal a menudo se organizan de forma más densa y se fusionan alrededor de los radios de la laesura.

Estas esporas fueron descritas en sedimentos arcillosos del Mioceno Inferior de Hungría (Nagy, 1963b). Posteriormente, han sido citadas en el Oligoceno de Eslovenia y Alemania (Bruch, 1998; Herrman, 2007) y en el Neógeno de Hungría (Nagy, 1985). Probablemente las esporas de esta especie se encuentran relacionadas con la familia Pteridaceae, al igual que otras especies del género *Verrucingulatisporites* (Stuchlik *et al.*, 2001) aunque Nagy (1963b) sugirió una relación con el género *Lygodium*. En As Pontes han aparecido 23 especímenes, que fueron identificados de manera puntual en los niveles I-4 y H-G y, comúnmente, en L-3.

#### *Verrucingulatisporites* sp. 1

Esporas triletas, radiosimétricas, cinguladas, de contorno triangular en vista polar; cíngulo de espesor variable en un mismo espécimen; diámetro ecuatorial: 40–45  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que se acercan al cíngulo sin llegar a alcanzarlo; superficie de la esporodermis de la cara distal rugulada; superficie de la esporodermis de la cara proximal densamente cubierta de verrugas de tamaño y forma variables.

Esta forma se diferencia del resto de especies del género por la presencia de ornamentación rugulada en la cara distal. En As Pontes se han identificado cinco ejemplares en los niveles J-1, I-4, H-G y G-2.

Familia **Schizaeaceae** Kaulf. 1827

Género *Cicatricosisporites* Potonié & Gelletich 1933

*Cicatricosisporites* sp. 1

Lám. 6, figs. 11-12

Esporas triletas, radiosimétricas, taeniadas, de contorno triangular en vista polar; diámetro ecuatorial: 40–45  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos; superficie de la esporodermis cubierta de taenias que varían de grosor a lo largo de su longitud, llegando a tener hasta 5  $\mu\text{m}$  de anchura; cara proximal con estructuras averrugadas de distinto tamaño que están fusionadas en la cercanía de los radios, rodeándolos en toda su longitud.

Las esporas de este género son comunes en el Mesozoico. En el Cenozoico aparecen sobre todo en el Paleoceno y Eoceno (Traverse, 2007), siendo poco comunes en el Oligoceno y Mioceno. Se pueden relacionar con distintos helechos de origen paleotropical de los géneros *Anemia* Swartz y *Mohria* Sward (Dettmann & Clifford, 1992). Hemos identificado dos ejemplares en los niveles I-4 y A $\alpha$ -2.

Género *Microfoveolatosporis* Krutzsch 1959

*Microfoveolatosporis ellipsoideus* (Pflug en Thomson & Pflug 1953) Krutzsch 1967

Lám. 6, figs. 13-14

1953 – *Punctatosporites ellipsoideus* Pflug; Thomson & Pflug p. 60, lám. 3, fig. 45.

1967 – *Microfoveolatosporis ellipsoideus* (Pflug) Krutzsch, p. 170, lám. 62, figs. 1.

Esporas monoletas, bilaterales, de contorno elíptico en vista ecuatorial; diámetro ecuatorial de aproximadamente 65  $\mu\text{m}$ ; laesura de unas 55  $\mu\text{m}$ , que a veces se bifurca en sus extremos; grosor de la esporodermis: 1,5–3  $\mu\text{m}$ ; superficie de la esporodermis microfoveolada; foveolas de menos de 1  $\mu\text{m}$  de diámetro, a veces poco visibles.

Esta esporas fueron descritas en sedimentos del Paleoceno de Alemania (Thomson & Pflug, 1953; Krutzsch, 1967) y son poco frecuentes el Cenozoico europeo. Se pueden relacionar con helechos actuales de origen paleotropical del género *Schizaea* Sm., que habita zonas tropicales y subtropicales, principalmente del Hemisferio Sur. En As Pontes se han identificado 17 ejemplares de esta especie. Aparecen de forma puntual en nueve niveles

distribuidos a lo largo de toda la secuencia (H-10, F-2, E-2, E-3, A $\alpha$ -1,  $\beta$ -6,  $\beta$ -12,  $\beta$ - $\gamma$  y  $\varphi$ -3).

*Microfoveolatosporis neogranuloides* Krutzsch 1967

Lám. 6, figs. 15-16

1967 – *Microfoveolatosporis neogranuloides* Krutzsch, p. 172, lám. 63, figs. 1–9.

2002 – *Microfoveolatosporis neogranuloides* Krutzsch; Cavagnetto, p. 169, lám. 3, fig. 11.

Esporas monoletas, bilaterales, de contorno arriñonado en vista ecuatorial; diámetro ecuatorial: 45–50  $\mu\text{m}$ ; laesura de aproximadamente 30  $\mu\text{m}$  de longitud; superficie de la esporodermis microfoveolada; foveolas de diferentes tamaños, con diámetro que en algunos casos puede alcanzar 1  $\mu\text{m}$ . Se diferencian fundamentalmente de *M. ellipsoideus* en su menor tamaño y en que la superficie microfoveolada es claramente visible.

Esta especie aparece esporádicamente en el Cenozoico europeo. Concretamente, fue descrita en sedimentos miocenos de Alemania (Krutzsch, 1967) y ha sido citada en el Neógeno de Hungría (Nagy, 1985). Se puede relacionar con helechos actuales de la especie *Schizaea pennula* Sw., que habita zonas tropicales de Brasil (Stuchlik *et al.*, 2001). Se han identificado cinco especímenes en los niveles H-4, F-1, F-2,  $\alpha$ -5 y  $\beta$ -12.

## ESPORAS DE AFINIDAD INCIERTA

Género *Favoisporis* Krutzsch 1959

*Favoisporis trifavus* Krutzsch 1959

Lám. 3, figs. 29-30

1959 – *Favoisporis trifavus* Krutzsch, pp. 127, 128, lám. 2, figs. 6–9.

Espora trileta, radiosimétrica, de contorno triangular en vista polar; diámetro ecuatorial de aproximadamente 28  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios ligeramente ondulados que finalizan próximos a la zona ecuatorial; superficie de la esporodermis averrugada, con verrugas de varias formas y tamaños que varían de 1 a 4  $\mu\text{m}$ .

Esta especie ha sido citada en el Neógeno de Alemania, Hungría y Polonia (Krutzsch, 1959b; Thiele-Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985; Stuchlik *et al.*, 2001). Morfológicamente presenta similitudes con diferentes especies de las familias Pteridaceae, Ophioglossaceae e Hymenophyllaceae. Se ha identificado un único espécimen en el nivel  $\phi$ -3.

Género *Hydrosporis* Krutzsch 1962

*Hydrosporis levis* Krutzsch 1962

Lám. 5, figs. 10

1962 – *Hydrosporis levis* Krutzsch, p. 66, lám. 26, figs. 1–38.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno circular en vista polar; diámetro ecuatorial de aproximadamente 16  $\mu$ m; laesura de radios rectos que exceden la mitad de la longitud del radio de la espora; superficie de la esporodermis psilada.

*H. levis* ha sido citada en el Chattienense de Alemania y el Neógeno de Hungría (Krutzsch, 1962b; Nagy, 1985). Estas esporas son similares a las actuales de los géneros *Azolla* Lam. y *Salvinia* Ség., pteridófitos acuáticos de origen plurirregional que habitan en zonas tropicales y templadas de ambos hemisferios. Se han identificado de manera puntual 13 ejemplares que se distribuyen en siete niveles (J-4, C-5, A-5, A-6, A-7,  $\beta$ - $\gamma$  y  $\gamma$ -1), siendo su presencia algo más importante en el nivel J-4.

Género *Laevigatosporites* Ibrahim 1933

Se han identificado 15.784 ejemplares de este género en 97 de los niveles estudiados. Llegan a ser abundantes e incluso dominantes en algunos de ellos, especialmente en I-5, E-5, D-1, C-1 y C-5. Actualmente, esporas monoletas, relacionables con este género se pueden encontrar en varias familias de helechos como Aspleniaceae, Blechnaceae, Davalliaceae, Polypodiaceae y Pteridaceae.

*Laevigatosporites gracilis* Wilson & Webster 1946

Lám. 6, fig. 17

1946 – *Laevigatosporites gracilis* Wilson & Webster, pp. 273–274, fig. 4.

2002 – *Laevigatosporites gracilis* Wilson & Webster; Cavagnetto, p. 169.

Esporas monoletas, bilaterales, de contorno arriñonado en vista ecuatorial; diámetro ecuatorial de 22–28 µm; longitud de la laesura: 15–18 µm; superficie de la esporodermis psilada.

*L. gracilis* ha sido identificada en el Paleoceno de Lérida (Haseldonckx, 1973) y, de forma común, en el Mioceno de Alemania, Hungría y Polonia (Kruttsch, 1967; Nagy, 1985; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994). Hemos identificado puntualmente estas esporas en los niveles J-2, I-5 y A-5.

*Laevigatosporites haardti* (Potonié & Venitz 1934) Thomson & Pflug 1953

Lám. 6, fig. 18

1934 – *Sporites haardti* Potonié & Venitz, p. 13, lám. 1, fig. 13.

1953 – *Laevigatosporites haardti* (Potonié & Venitz) Thomson & Pflug, p. 59, lám. 3, figs. 27, 29, 32–37.

2002 – *Laevigatosporites haardti haardti* (Potonié & Venitz) Thomson & Pflug; Cavagnetto, p. 169.

Esporas monoletas, bilaterales, de contorno arriñonado en vista ecuatorial; diámetro ecuatorial de 30–40 µm; laesura de 20–25 µm de longitud; superficie de la esporodermis psilada.

Esta especie de *Laevigatosporites* es la más común en el Cenozoico europeo. Ha sido identificada en el Paleoceno de Bélgica (Roche, 1969), en el Oligoceno del norte y este de Turquía, de la Cuenca de París, Eslovenia y Alemania (Akyol, 1971; Châteauneuf, 1980; Bruch, 1998; Pross *et al.*, 2001; Sancay, 2005; Herrman, 2007) y en el Mioceno de Polonia, Alemania y Hungría (Stuchlik, 1964; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Thiele-Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985). En As Pontes se ha encontrado comúnmente en los niveles H-8, I-4, D-1, C-5, B-A, Aα-1, β-6, β-8, γ-1 δ-5 y δ-7.

*Laevigatosporites major* Cookson 1947 ex Kruttsch 1959

Lám. 6, fig. 19

1947 – *Monolites major* Cookson, p. 135, lám. 15, fig. 56.

1959 – *Laevigatosporites major* (Cookson) Kruttsch, p. 195.

Esporas monoletas, bilaterales, de contorno arriñonado en vista ecuatorial; diámetro ecuatorial mayor de 55  $\mu\text{m}$ ; laesura de aproximadamente 20  $\mu\text{m}$ ; superficie de la esporodermis psilada.

Esporas de esta especie han sido citadas en el Neógeno de Alemania, Hungría y Polonia (Krutzsch, 1959a; Nagy, 1985; Stuchlik *et al.*, 2001). En As Pontes se han identificado esporádicamente en el nivel A $\alpha$ -1.

Género *Leiotriletes* (Naumova 1937) Potonié & Kremp 1954

*Leiotriletes apheles* (Hunger 1952) Krutzsch 1959

Lám. 4, fig. 16

1952 – *Sporites apheles* Hunger, p. 193, lám. 1, fig. 4.

1959 – *Leiotriletes apheles* (Hunger) Krutzsch, p. 58.

2002 – *Leiotriletes apheles* (Hunger) Krutzsch; Cavagnetto, p. 165.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno elíptico, casi circular en vista polar; diámetro ecuatorial máximo de aproximadamente 50  $\mu\text{m}$ ; laesura estrecha de radios rectos; grosor de la esporodermis: 1–2  $\mu\text{m}$ . La parte de la esporodermis en la que los radios alcanzan la zona ecuatorial a menudo se encuentra quebrada; superficie de la esporodermis psilada.

*L. apheles* es una especie poco común en el Cenozoico europeo que fue descrita en sedimentos del Mioceno de Alemania (Krutzsch, 1962b) y ha sido también citada en el Neógeno de Alemania y Hungría (Thiele-Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985). En As Pontes se han identificado 19 especímenes distribuidos en doce niveles a lo largo de toda la secuencia (L-2, H-3, H-8, F-2, DC-1, C-5, A-1, A-2, A $\alpha$ -1, A $\alpha$ -2, A $\alpha$ -3 y  $\beta$ -10).

*Leiotriletes neddenioides* Krutzsch 1962

Lám. 4, fig. 13

1962 – *Leiotriletes neddenioides* Krutzsch, p. 32, lám. 9, fig. 1–15.

2002 – *Leiotriletes neddenioides* Krutzsch; Cavagnetto, p. 166.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular y lados ligeramente cóncavos en vista polar; diámetro ecuatorial de unas 35  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que se acercan a la región ecuatorial; superficie de la esporodermis psilada.



Estas esporas han sido citadas en el Chattiene de Alemania y el Neógeno de Hungría (Krutzsch, 1962b; Nagy, 1985). Morfológicamente presentan similitudes con las esporas de algunas especies de las familias paleotropicales Lygodiaceae y Cyatheaceae. En As Pontes han aparecido de forma puntual en el nivel  $\epsilon\phi$ -3.

*Leiotriletes seidewitzensis* Krutzsch 1962

Lám. 4, fig. 14

1962 – *Leiotriletes seidewitzensis* Krutzsch, p. 30, lám. 8, figs. 19–24.

2002 – *Leiotriletes seidewitzensis* Krutzsch; Cavagnetto, p. 166.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular con lados ligeramente cóncavos en vista polar; diámetro ecuatorial: 30–35  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios rectos que alcanzan aproximadamente  $\frac{3}{4}$  de la longitud del radio de la espора; grosor de la esporodermis: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la esporodermis psilada.

Ejemplares de esta especie se han citado en el Mioceno de Alemania y Hungría (Krutzsch, 1962b; Nagy, 1985). Se desconoce su afinidad botánica, aunque presenta cierto parecido con las esporas de la familia Lygodiaceae. Hemos identificado 50 especímenes, todos ellos en el nivel L-4.

Género *Monoleiotriletes* Krutzsch 1959

Actualmente se desconoce la afinidad botánica de las especies incluídas en este género. En As Pontes se han identificado 693 especímenes que en los estudios cuantitativos hemos considerado como *Monoleiotriletes* spp. Se han hallado en 55 niveles a lo largo de toda la secuencia, llegando a ser abundantes en varios de ellos, especialmente en los de las secuencias de lignitos  $\beta$  y  $\delta$ . Hemos identificado dos especies diferentes que se describen a continuación.

*Monoleiotriletes gracilis* Krutzsch 1959

Lám. 5, figs. 4-5

1959 – *Monoleiotriletes gracilis* Krutzsch, pp. 65–66, lám. 4, fig. 24.

2002 – *Monoleiotriletes gracilis* Krutzsch; Cavagnetto, p. 166.

Esporas triletas, radiosimétricas, con contorno a menudo irregular, de triangular a circular en vista polar; diámetro ecuatorial: 35–40 µm; laesura de radios rectos que alcanzan aproximadamente  $\frac{3}{4}$  del radio de la espora; presencia común de numerosos pliegues en la esporodermis, que tienen un espesor máximo de 1 µm; superficie de la esporodermis psilada, ocasionalmente averrugada en la parte central de la cara proximal.

Especímenes de esta especie, que es la más abundante del género en As Pontes, han sido identificados en el límite Eoceno–Oligoceno de la Cuenca de París (Châteauneuf, 1980) y el Neógeno de Hungría (Nagy, 1985). Châteauneuf (1980) sugiere una relación de parentesco entre estas esporas fósiles y la familia Schizeaceae.

*Monoleiotriletes minimus* Krutzsch 1962

Lám. 5, fig. 6

1962 – *Monoleiotriletes minimus* Krutzsch, p. 44, lám. 15, figs. 10–13.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno de triangular a circular en vista polar, muy similar en todos los aspectos a *M. gracilis*, de la que se diferencia esencialmente por su menor tamaño (25–30 µm).

Las esporas de esta especie fueron descritas en sedimentos del Mioceno Medio de Alemania (Krutzsch, 1962b). Han sido identificadas en el Oligoceno superior y Mioceno Medio de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2001). En As Pontes son mucho menos abundantes que los especímenes de *M. gracilis*.

Género ***Polypodiaceoisorites*** Potonié 1951 ex Potonié 1956

*Polypodiaceoisorites marxheimensis* (Mürriger & Pflug 1952 ex Thomson & Pflug 1953)

Krutzsch 1959

Lám. 5, figs. 21–23

1952 – *Triradiato-sporites marxheimensis* Mürriger & Pflug, p. 57, lám. 11, figs. 2–4.

1953 – *Cingulatisporites marxheimensis* Mürriger & Pflug ex Thomson & Pflug, p. 58, lám. 1, figs. 13–15.

1959 – *Polypodiaceoisorites marxheimensis* (Mürriger & Pflug) Krutzsch, p. 180.

Esporas triletas, radiosimétricas, cinguladas, de contorno triangular en vista polar con lados ligeramente cóncavos; espesor del cíngulo: 5–7  $\mu\text{m}$ ; diámetro ecuatorial de 60–70  $\mu\text{m}$ , incluyendo el cíngulo; laesura con radios que se acercan a la región ecuatorial, por lo general, sin llegar a alcanzarla; superficie de la esporodermis de la cara distal rugulada, con elementos de hasta 5  $\mu\text{m}$  de longitud y anchura; superficie de la esporodermis de la cara proximal averrugada, con verrugas conspicuas que varían en tamaño y forma.

*P. marxheimensis* aparece a lo largo de todo el Cenozoico europeo. Concretamente, ha sido citada en el Paleoceno de Bélgica (Roche, 1969), Eoceno de Alemania y de la Cuenca de París (Kruttsch, 1967; Châteauneuf, 1980) y Neógeno de Polonia y Hungría (Ziemińska-Tworzydło, 1974; Nagy, 1985). Tiene un origen plurirregional ya que puede relacionarse con distintas especies actuales de las familias Schizaeaceae, Dicksoniaceae, Pteridaceae y Cyatheaceae. Hemos identificado 516 especímenes que aparecen frecuentemente en la base de la sucesión, pudiéndose destacar su abundancia en los niveles L-3, J-1 y J-3.

Género *Toroisporis* Kruttsch 1959

*Toroisporis* (*Toroisporis*)? *plioaenicus* (Thiergart 1940) Kruttsch 1962

Lám. 5, figs. 1-2

1940 – *Sporites neddeni* f. *plioaenicus* Thiergart, p. 25, lám. 1, fig. 2.

1962 – *Toroisporis* (*Toroisporis*)? *plioaenicus* (Thiergart) Kruttsch, p. 86, lám. 36, figs. 1–8.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular en vista polar; diámetro ecuatorial: 50–55  $\mu\text{m}$ ; laesura con radios rectos, a menudo con forma labiada, que alcanzan la región ecuatorial, bifurcándose en su extremo final con un estrecho engrosamiento (*labrum* o margo) alrededor de la comisura de los radios; esporodermis de 1,5–3  $\mu\text{m}$  de espesor, ligeramente engrosada en los ápices, así como en las zonas en las que se desarrollan el *labrum* o margo; superficie de la esporodermis psilada.

Estas esporas fueron descritas en el Plioceno de Alemania (Thiergart, 1940) y aparecen de forma escasa en el Mioceno Inferior y Medio del noroeste de Polonia (Kohlman-Adamska, 1993). Son similares a las que producen distintas especies actuales de las familias paleotropicales Cyatheaceae y Lygodiaceae. En As Pontes se han identificado 19

especímenes que aparecen mayoritariamente en el nivel  $\alpha$ -5 y en menor número en F-1 y  $\gamma$ -1.

*Toroisporis* cf. (*Toroisporis*) *stuchlikii* Planderová 1990

Lám. 4, fig. 20

1990 – *Toroisporis* (*Toroisporis*) *stuchlikii* Planderová, p. 24, lám. 11, figs. 13–14.

Espora trileta, radiosimétrica, de contorno triangular y lados rectos en vista polar; diámetro ecuatorial de aproximadamente 30  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios con una ligera ondulación, que en vista polar se acercan a la zona ecuatorial; torus poco conspicuo; superficie de la esporodermis con ornamentación indistinta.

En Europa esta especie ha sido citada en el Mioceno Inferior y Medio del sur de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2001). Se relaciona con las mismas familias de origen paleotropical que la especie anterior. Se ha identificado una única espora en el nivel L-2.

*Toroisporis* sp. 1

Lám. 4, fig. 21

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular y lados ligeramente convexos en vista polar; diámetro ecuatorial de unas 37  $\mu\text{m}$ ; laesura de brazos rectos que se acercan a la zona ecuatorial. En la zona interradyal, la esporodermis se pliega formando un torus conspicuo cuya longitud no alcanza la parte más ecuatorial de los radios que no se conectan entre sí; grosor de la esporodermis: 1,5–2  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la esporodermis psilada.

Esta forma se diferencia claramente de las demás especies del género por la característica morfología que posee en el torus. Se ha identificado una única espora de este tipo en el nivel E-1.

Género *Undulatisporites* Pflug en Thomson & Pflug 1953

*Undulatisporites structuris* Krutzsch 1962

Lám. 5, figs. 16-17

1962 – *Undulatisporites structuris* Krutzsch, p. 76, lám. 31, figs. 1–5.

2002 – *Undulatisporites structuris* Krutzsch; Cavagnetto, p. 166.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular y lados claramente ondulados en vista polar; diámetro ecuatorial de 25–28  $\mu\text{m}$ ; laesura que alcanza la región ecuatorial en vista polar, con radios ondulados; ornamentación de la superficie de la esporodermis indistinta.

Esta especie se ha hallado en Europa de forma esporádica en el Neógeno de Hungría y suroeste de Polonia (Nagy, 1985; Stuchlik *et al.*, 2001). Es similar a las esporas de varias especies actuales de origen paleotropical de las familias Gleicheniaceae y Lindsaeaceae, que habitan regiones tropicales y subtropicales de ambos hemisferios. Se han identificado dos especímenes en el nivel  $\phi$ -1.

*Undulatisporites* sp. 3 en Cavagnetto 2002

Lám. 5, fig. 18

2002 – Cavagnetto, p. 166, lám. 1, fig. 13.

Esporas triletas, radiosimétricas, de contorno triangular redondeado en vista polar; diámetro ecuatorial de 35–40  $\mu\text{m}$ ; laesura de radios ondulados que alcanzan la región ecuatorial; superficie de la esporodermis psilada.

Esta especie se diferencia de *U. structuris* por su mayor tamaño y la forma de su contorno en vista polar, que es claramente más redondeada. Se han identificado cuatro especímenes en los niveles  $\phi$ -1 y H-8.

Género *Verrucatosporites* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

*Verrucatosporites tenellis* (Krutzsch 1959) Krutzsch 1967

Lám. 6, fig. 20

1959 – *Reticuloidosporites* (*Polypodiisporites*) *tenellis* Krutzsch, p. 217, lám. 44, fig. 486.

1967 – *Verrucatosporites tenellis* (Krutzsch) Krutzsch, p. 190, lám. 71, figs. 4–19.

Esporas monole leiotriltes maximus tas, bilaterales, de contorno arriñonado en vista ecuatorial; longitud del eje polar de aproximadamente 30 µm; longitud del eje ecuatorial muy similar, de aproximadamente 28 µm; laesura de aproximadamente 20 µm; superficie de la esporodermis finamente averrugada, con elementos esculturales de hasta 2 µm de diámetro en la base y como máximo 1 µm de longitud.

*V. tenellis* se encuentra registrada en el Cenozoico de Centroeuroa desde el Eoceno (Krutzsch, 1967) hasta el Mioceno (Thiele-Pfeiffer, 1980; Kohlman-Adamska, 1993). Es similar a las esporas que producen distintas especies de los géneros *Davallia* Sm. y *Polypodium* L. Hemos encontrado dos especímenes en los niveles β-6 y φ-3.

## **Gymnospermae**

### **Cycadophyta/Ginkgophyta**

Familias **Cycadaceae** Pers. 1807 / **Ginkgoaceae** Engl. 1897

Género *Cycadopites* Wodehouse 1933 ex Wilson & Webster 1946

*Cycadopites lusaticus* Krutzsch 1970

Lám. 8, fig. 3

1970 – *Cycadopites lusaticus* Krutzsch, pp. 92, 96, lám. 17, figs. 1–3.

Grano de polen monosulcado de contorno alargado; longitud del eje ecuatorial: 59 µm; longitud del eje polar: 20 µm; sulco tan largo como el eje ecuatorial, estrecho, ligeramente ensanchado en sus extremos, llegando a alcanzar en ellos 2 µm de anchura; exina de aproximadamente 1 µm de espesor; superficie de la exina psilada, con algunas zonas microperforadas.

Esta especie fue descrita en sedimentos miocenos de Alemania (Krutzsch, 1970b). No hemos encontrado ninguna otra cita en la literatura consultada. Se ha identificado un único espécimen en el nivel δ-5.

*Cycadopites* sp. 1

Lám. 8, figs. 4-6

Granos de polen monosulcados, de contorno elipsoidal, habitualmente de margen irregular; longitud del eje ecuatorial: 33–48  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje polar: 13,5–20  $\mu\text{m}$ ; sulco tan largo como el eje ecuatorial, de la misma anchura en todo su recorrido; exina de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de espesor; superficie de la exina psilada.

Hemos identificado 83 ejemplares en 36 niveles, desde la secuencia de lignitos J a la  $\delta$ .

*Cycadopites?* sp.

Lám. 8, figs. 9-12

Granos de polen monosulcados, de contorno elipsoidal, habitualmente de margen irregular; longitud del eje ecuatorial: 23–29,5  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje polar: 16–23,5  $\mu\text{m}$ ; sulco tan largo como el eje ecuatorial o ligeramente más corto, estrecho, ondulado, de la misma anchura (aproximadamente 1  $\mu\text{m}$ ) en todo su recorrido; exina de menos de 1  $\mu\text{m}$  de espesor; superficie de la exina casi rugulada, con elementos esculturales predominantemente dispuestos con una dirección perpendicular al sulco.

Los especímenes encontrados presentan una ornamentación de la exina que no se encuentra en otras especies del género, que son típicamente psiladas o finamente escábridas, razón por la cual atribuimos con duda estos granos a *Cycadopites*. Hemos encontrado 41 ejemplares repartidos en 21 niveles a lo largo de toda la sucesión.

## Gnetophyta

Familia **Ephedraceae** Dumort. 1829

Género ***Distachyapites*** (Krutzsch 1961) Grabowska 2002

*Distachyapites bernheidensis* (Krutzsch 1961) Grabowska & Ważyńska en Stuchlik *et al.*  
2002

Lám. 8, figs. 1-2

1961 – *Ephedripites* (*Distachyapites*) *bernheidensis* Krutzsch, p. 25, lám. 2, figs. 22–32.

2002 – *Ephedripites (Distachyapites) bernheidensis* Krutzsch; Cavagnetto, p. 171, lám. 6, fig. 3.

2002 – *Distachyapites bernheidensis* (Krutzsch) Grabowska & Ważyńska; Stuchlik *et al.*, p. 60, lám. 82, fig. 7.

Granos de polen poliplicados de contorno elipsoidal, con zonas polares más o menos apuntados en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 40–53  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 20–28  $\mu\text{m}$ ; presencia de seis surcos de aproximadamente 2  $\mu\text{m}$  de anchura, paralelos al eje polar, que se unen en las zonas polares. Entre los surcos y de forma paralela a los mismos, la exina forma líneas onduladas, a veces ramificadas; exina de aproximadamente 2  $\mu\text{m}$  de grosor.

*D. bernheidensis* fue descrita en materiales miocenos de Alemania (Krutzsch, 1961b). Además, se ha citado en el Oligoceno de Alemania y Francia (Krutzsch, 1970b; Schuler, 1990; Pross *et al.*, 2001) y Mioceno de Polonia (Ziemińska-Tworzydło, 1974). Presenta una gran similitud con los granos del género actual *Ephedra* L. que habita en regiones templadas de Europa, Asia, África Norteamérica y Sudamérica. Se han contabilizado 61 especímenes en 45 niveles, desde la base de la sucesión a la secuencia de lignitos  $\gamma$ .

*Distachyapites lusaticus* (Krutzsch 1961) Grabowska & Ważyńska en Stuchlik *et al.* 2002

Lám. 8, figs. 7-8

1961 – *Ephedripites (Distachyapites) lusaticus* Krutzsch, p. 26, lám. 6, figs. 120–128.

2002 – *Distachyapites lusaticus* (Krutzsch) Grabowska & Ważyńska; Stuchlik *et al.*, p. 61, lám. 82, fig. 5.

Granos de polen poliplicados de contorno elipsoidal o casi circular, con zonas polares redondeadas en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 23–29  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 19–23  $\mu\text{m}$ ; presencia de seis profundos surcos de 1,5–2  $\mu\text{m}$  de anchura, paralelos al eje polar, que se unen en las zonas polares. Entre los surcos y de forma paralela a los mismos, la exina forma líneas onduladas, a menudo con aspecto averrugado; exina de 1,5–2  $\mu\text{m}$  de grosor.

*D. lusaticus* es poco común en el Cenozoico europeo. Se ha identificado en sedimentos oligocenos y miocenos de Alemania (Krutzsch, 1970b) y miocenos de Polonia (Kohlman-Adamska, 1993). Como la especie anterior, se puede relacionar con el género *Ephedra*. En As Pontes, hemos identificado únicamente cinco especímenes en H-1, F-2, A-1,  $\beta$ -3 y  $\beta$ -8.



## Pinophyta

Subfamilia **Taxodioideae** Endl. ex K. Koch. / Familia **Cupressaceae** Gray 1822

Género ***Cupressacites*** Bolkhovitina 1956 ex Krutzsch 1971

El género *Cupressacites* agrupa granos de polen similares a los de *Inaperturopollenites*, con la diferencia fundamental de que no poseen papila. De acuerdo a Stuchlik *et al.* (2002) se pueden relacionar con las diferentes especies de la subfamilia Cupressoideae Rich. ex Sweet. De acuerdo a otros autores, su afinidad botánica debería incluir la subfamilia Taxodioideae Endl. ex K. Koch. (Frederiksen, 1980; Jardine, 2011). Esta última interpretación se ve respaldada en este estudio por el comportamiento ecológico observado, similar al de los géneros actuales *Glyptostrobus* y *Taxodium*. Hemos atribuido 8.029 especímenes al taxón genérico *Cupressacites* spp. Estos se han identificado en 95 niveles a lo largo de toda la sucesión, aunque de manera más abundante en la mitad inferior de la misma. Entre ellos hemos sido capaces de identificar dos especies que se describen a continuación.

*Cupressacites bockwitzensis* Krutzsch 1971

Lám. 8, figs. 13-14

1971 – *Cupressacites bockwitzensis* Krutzsch, pp. 196–197, lám. 62, figs. 19–25.

2002 – *Cupressacites bockwitzensis* Krutzsch; Cavagnetto, p. 170, lám. 4, fig. 5.

Granos de polen inaperturados con contorno elipsoidal de 33–48  $\mu\text{m}$  de longitud; granos siempre abiertos por la mitad, con una división profunda de los mismos, de manera que a veces incluso quedan individualizados en dos partes; presencia de característicos pliegues de la exina a ambos lados de la división del grano, recorriendo toda su longitud; grosor de la exina: 0,5–1  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina granulada; *ubisch bodies* organizados formando grupos; superficie entre los gránulos psilada.

*C. bockwitzensis* es poco común en el registro fósil, habiendo sido identificada en lignitos del Eoceno de Turquía (Akkiraz *et al.*, 2007), en el Oligoceno de Alemania (Herrman, 2007) y en el Mioceno de Polonia (Worobiec, 2009; Worobiec & Szulc, 2010). Stuchlik *et al.* (2002) han señalado la similitud con los granos actuales de *Cupressus* L., aunque no se pueden descartar otras afinidades ya que la identificación a nivel específico de las especies actuales de las subfamilias Cupressoideae y Taxodioideae es extremadamente complicada

(Bortenschlager, 1990). El comportamiento ecológico mostrado por esta especie en este estudio nos permite sugerir una relación con la subfamilia Taxodioideae. *C. bockwitzensis* es, con diferencia, la especie del *Cupressacites* más abundante en As Pontes.

*Cupressacites insulipapillatus* (Trevisan 1967) Krutzsch 1971

Lám. 8, figs. 15-16

1967 – *Inaperturopollenites insulipapillatus* Trevisan, p. 16, lám. 7, fig. 1.

1971 – *Cupressacites insulipapillatus* (Trevisan) Krutzsch, p. 196, lám. 62, figs. 1–6.

2002 – *Cupressacites insulipapillatus* (Trevisan) Krutzsch; Cavagnetto, p. 170, lám. 5, figs. 13, 17.

Granos de polen inaperturados con contorno circular o elipsoidal de 32–40  $\mu\text{m}$  de longitud; granos no separados en dos partes; ocasionalmente leptoma visible como una zona de adelgazamiento de la exina; exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de espesor; superficie de la exina granulada; *ubisch bodies* a veces organizados formando grupos, otras veces distribuidos más o menos uniformemente por la superficie.

Esta especie que se ha encontrado de forma escasa en el Cenozoico europeo, se ha identificado en el Eoceno Medio de Alemania (Lenz *et al.*, 2011), Rupeliense de España (Cavagnetto & Anadón, 1996), Chattiense de Eslovenia (Bruch, 1998) y Neógeno de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2002). Los últimos autores han sugerido su relación con los géneros actuales *Cupressus*, *Thuja* L. y *Libocedrus* Endl., que tienen especies que habitan regiones templadas y subtropicales del Hemisferio Norte y Sudamérica. Al igual que en la especie anterior, no se pueden descartar afinidades con la subfamilia Taxodioideae. Hemos podido confirmar su presencia en los niveles I-4, H-9, F-4, DC-2, A-1 y A-3.

Género *Inaperturopollenites* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

En este género se incluyen los granos de polen relacionables con la subfamilia Taxodioideae Endl. ex K. Koch. En el taxón genérico *Inaperturopollenites* spp. hemos agrupado 446 especímenes distribuidos en 63 niveles a lo largo de toda la sucesión, aunque son considerablemente más abundantes en la mitad inferior de la misma. Entre ellos, hemos podido confirmar la presencia de tres especies que se describen a continuación.

*Inaperturopollenites concedipites* (Wodehouse 1933) Krutzsch 1971

Lám. 8, fig. 17

1933 – *Cunninghamia concedipites* Wodehouse, p. 495, fig. 19.

1971 – *Inaperturopollenites concedipites* (Wodehouse) Krutzsch, p. 204, lám. 65, figs. 1–33.

2002 – *Inaperturopollenites concedipites* (Wodehouse) Krutzsch; Cavagnetto, p. 170, lám. 5, figs. 12, 16.

Granos de polen inaperturados con contorno circular de 25–35  $\mu\text{m}$  de diámetro; presencia de un leptoma o adelgazamiento de la exina en la cara distal, en cuyo centro se sitúa una papila, no siempre visible; granos generalmente rotos y abiertos por la mitad, de manera que la papila se observa en la división; grosor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina granulada o escábrida.

Esta especie es común en el Cenozoico europeo. Ha sido identificada, entre otros, en sedimentos del Eoceno de Dinamarca, Turquía y Alemania (Willumsen, 2004; Akkiraz *et al.*, 2006; Riegel *et al.*, 2015), Oligoceno de Eslovenia y Groenlandia (Bruch, 1998; Pross *et al.*, 2001; Birkenmajer *et al.*, 2010) y Mioceno de Polonia y España (Stuchlik, 1964; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Piwocki & Ziemińska-Tworzydło, 1997; Kohlman-Adamska *et al.*, 2004; Gaudant *et al.*, 2015). Se puede relacionar con los géneros actuales *Taxodium* Rich. y *Glyptostrobus* Endl. (Kunzmann *et al.*, 2009) que habitan regiones templadas y subtropicales del sur de Norteamérica y en las regiones tropicales del sureste de China, respectivamente.

*Inaperturopollenites dubius* (Potonié & Venitz 1934) Thomson & Pflug 1953

Lám. 8, fig. 18

1934 – *Pollenites magnus dubius* Potonié & Venitz, p. 17, lám. 2, figs. 20–21.

1953 – *Inaperturopollenites dubius* (Potonié & Venitz) Thomson & Pflug, 65, lám. 4, fig. 89; lám. 5, figs. 1–13.

Granos de polen inaperturados con contorno circular de 30–37  $\mu\text{m}$  de diámetro; leptoma y papila ausentes; granos generalmente rotos y abiertos por la mitad; grosor de la exina: 0,5–1  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina psilada.

*I. dubius* es común en el Cenozoico europeo. Ha sido citada en el Paleógeno de Alemania (Thomson & Pflug, 1953), Oligoceno de Turquía (Akkiraz & Akgün, 2005) y Mioceno de

Polonia y España (Worobiec, 2009; Worobiec *et al.*, 2013; Gaudant *et al.*, 2015). Hemos podido constatar su presencia en los niveles G-2, DC-1, A-7 y A $\alpha$ -3.

*Inaperturopollenites verrupapillatus* Trevisan 1967

Lám. 8, fig. 19

1967 – *Inaperturopollenites verrupapillatus* Trevisan, p. 15, lám. 6, figs. 9–12.

2002 – *Inaperturopollenites verrupapillatus* Trevisan; Cavagnetto, p. 170.

Granos de polen inaperturados con contorno circular de 30–40  $\mu\text{m}$  de diámetro; presencia de un leptoma o adelgazamiento de la exina en la cara distal, en cuyo centro se sitúa una papila; granos generalmente separados en dos, de manera que la papila se observa en la división; grosor de la exina: 1,5–2  $\mu\text{m}$ . En algunos especímenes, las dos capas que constituyen la exina se separan ligeramente en algunos puntos de la superficie; exina densamente granulada, a veces ligeramente averrugada, con numerosos pliegues.

*I. verrupapillatus* es una especie común en el Cenozoico. Ha aparecido en materiales oligocenos de Eslovenia y Groenlandia (Bruch, 1998; Birkenmajer *et al.*, 2010) y miocenos de Polonia, Dinamarca y España (Stuchlik, 1964; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Larsson *et al.*, 2006; Gaudant *et al.*, 2015). Al igual que *I. concedipites*, se puede relacionar con los géneros *Taxodium* y *Glyptostrobus* (Kunzmann *et al.*, 2009). Se ha confirmado su presencia en los niveles DC-1 y A-3.

Género *Sequoiapollenites* Thiergart 1937 ex Potonié 1958

*Sequoiapollenites* sp.

Lám. 8, fig. 21

Granos de polen de contorno circular en vista polar y elipsoidal en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 24–30  $\mu\text{m}$ ; presencia de un leptoma o adelgazamiento de la exina en la cara distal, en cuyo centro se sitúa una papila de 2–5  $\mu\text{m}$  de longitud; granos nunca partidos o separados; exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina escábrida, a menudo con numerosos pliegues.

El género *Sequoiapollenites* ha sido ampliamente documentado en el Cenozoico del Hemisferio Norte. Se puede relacionar con el polen de los géneros actuales *Sequoia* Endl., *Sequoiadendron* Buchh., *Metasequoia* Miki y *Cryptomeria* D. Don (Stuchlik *et al.*, 2002), que habitan regiones templadas de Norteamérica y este de Asia. Hemos contabilizado 258 especímenes distribuidos en 22 niveles desde la base de la sucesión hasta la secuencia de lignitos ε.

Familia **Pinaceae** Spreng. ex Rudolphi 1830

Género *Abiespollenites* Thiergart 1937

*Abiespollenites* cf. *maximus* Krutzsch 1971 ex Nagy 1985

Lám. 7, figs. 9-10

1971 – *Abiespollenites maximus* Krutzsch, p. 92, lám. 18, figs. 1–4.

1985 – *Abiespollenites maximus* Krutzsch; Nagy, p. 139, lám. 72, fig. 1.

Granos de polen bisacados; longitud total: 70–100 µm; longitud del cuerpo central: 60–70 µm; leptoma prácticamente liso, de 15–20 µm de longitud; *sacci* de contorno casi semicircular, con estructura interna alveolar; alveolos generalmente cerrados, que disminuyen su tamaño hacia la unión de los *sacci* con el cuerpo central; exina de 6 µm de grosor máximo en la cara proximal, que se hace más fina hacia los *sacci*.

Los ejemplares de As Pontes se diferencian de la descripción original de la especie al presentar un tamaño ligeramente inferior y también una exina más fina. *A. maximus* ha sido identificada comúnmente en el Cenozoico europeo. Destacamos su aparición en materiales del Mioceno Medio de Polonia (Worobiec, 2009; Worobiec & Szulc, 2010) y el Mioceno Superior de España (Barrón, 1996). Estos granos se pueden relacionar con los actuales del género arctoterciario *Abies* Mill., que habita regiones templadas y boreales del Hemisferio Norte. Se han identificado siete especímenes en seis niveles: G-2, E-1, DC-1, B-1, A-4 y A-8.

Género *Cathayapollis* Ziemińska-Tworzydło 2002

En este género se incluyen los granos afines al género arctoterciario *Cathaya* Chun & Kuang, endémico del sureste de China. En el taxón *Cathayapollis* spp. hemos agrupado 409 ejemplares que se distribuyen por 76 niveles a lo largo de toda la sucesión. Entre ellos, hemos podido confirmar la presencia de dos especies que se describen a continuación.

*Cathayapollis potoniei* (Sivak 1976) Ziemińska-Tworzydło en Stuchlik *et al.* 2002

Lám. 7, fig. 11

1976 – *Cathaya potoniei* Sivak, p. 272, lám. 13, figs. 1–10.

2002 – *Cathayapollis potoniei* (Sivak) Ziemińska-Tworzydło; Stuchlik *et al.*, 2002, p. 17, lám. 15, figs. 1–10.

Granos de polen bisacados; en vista polar contorno elipsoidal y cuerpo central más ancho que largo (25–30  $\mu\text{m}$  x 30–35  $\mu\text{m}$ ); longitud total de aproximadamente 55  $\mu\text{m}$ ; leptoma de superficie lisa y 3–8  $\mu\text{m}$  de longitud; *sacci* de contorno semicircular, unidos al cuerpo central mediante una línea de unión recta con estructura interna alveolar; alveolos superficiales cerrados, bien definidos, de 1,5–2,5  $\mu\text{m}$  de longitud; alveolos localizados a mayor profundidad generalmente abiertos.

*C. potoniei* se encuentra comúnmente en el Cenozoico europeo. Ha sido identificada en el Oligoceno y el Mioceno de Alemania (Thomson & Pflug, 1953) y Mioceno de Polonia y Eslovaquia (Planderová, 1990; Worobiec, 2009). Hemos podido constatar su presencia en los niveles J-5, C-B, B-1 y  $\delta$ -2.

*Cathayapollis scheuringii* (Sivak 1976) Ziemińska-Tworzydło en Stuchlik *et al.* 2002

Lám. 7, figs. 12-13

1976 – *Cathaya scheuringii* Sivak, p. 274, lám. 14, figs. 1–6; lám. 15, figs. 1–7.

2002 – *Cathayapollis scheuringii* (Sivak) Ziemińska-Tworzydło; Stuchlik *et al.*, 2002, p. 17, lám. 16, figs. 1–5.

Granos de polen bisacados; en vista polar contorno elipsoidal interrumpido bruscamente por marcadas hendiduras que separan los *sacci* entre sí y del cuerpo central; longitud total: 65–70  $\mu\text{m}$ ; cuerpo central más ancho que largo (30–35  $\mu\text{m}$  x 35–40  $\mu\text{m}$ ); leptoma liso de aproximadamente 9  $\mu\text{m}$  de longitud; *sacci* de contorno semicircular, unidos al cuerpo central mediante una línea de unión arcuada, con estructura interna alveolar; alveolos bien definidos generalmente cerrados.

*C. scheuringii* únicamente se ha identificado en sedimentos miocenos de Eslovaquia y Polonia (Planderová, 1990; Stuchlik *et al.*, 2002). En As Pontes se ha hallado en los niveles G-1, F-2, D-2 y A-1.

Género ***Cedripites*** Wodehouse 1933

*Cedripites* cf. *lusaticus* Krutzsch 1971

Lám. 7, fig. 14

1971 – *Cedripites lusaticus* Krutzsch, p. 118, lám. 28, figs. 1–4.

2002 – *Cedripites lusaticus* Krutzsch; Cavagnetto, p. 169, lám. 5, figs. 2–3.

Granos de polen bisacados; longitud total: 55–65  $\mu\text{m}$ ; longitud del cuerpo central de unas 45  $\mu\text{m}$ ; longitud del leptoma: 8–12  $\mu\text{m}$ ; *sacci* redondeados, de contorno más o menos irregular, unidos al cuerpo central mediante una línea de unión más o menos recta, con estructura interna alveolar; alveolos de 2–3  $\mu\text{m}$  de longitud; exina en la cara proximal de 2,5–3  $\mu\text{m}$  de espesor, marcadamente averrugada; verrugas de hasta 3  $\mu\text{m}$  de grosor en la base y hasta 2  $\mu\text{m}$  de altura.

Los especímenes de As Pontes poseen unas verrugas de menor tamaño que los de *C. lusaticus*, razón por la que han sido asignados con duda a esta especie. Presenta una morfología comparable a la del género arctoterciario *Cedrus* Trev., cuyas especies actualmente habitan en la región Mediterránea, Norte de África y Asia Central. Se han contabilizado 23 especímenes en nueve niveles, desde la secuencia de lignitos H a la  $\delta$ .

Género ***Piceapollis*** Krutzsch 1971

*Piceapollis praemarianus* Krutzsch 1971 ex Thiele-Pfeiffer 1980

Lám. 7, fig. 15

1971 – *Piceapollis praemarianus* Krutzsch, p. 106, lám. 23, figs. 1–9.

1980 – *Piceapollis praemarianus* Krutzsch; Thiele-Pfeiffer, p. 116, lám. 6, fig. 4.

2002 – *Piceapollis praemarianus* Krutzsch; Cavagnetto, p. 170.

Granos de polen bisacados; longitud total: 65–70  $\mu\text{m}$ ; longitud del cuerpo central de 50–55  $\mu\text{m}$ ; leptoma de superficie lisa y 9–15  $\mu\text{m}$  de longitud; *sacci* de contorno casi circular, con unión indistinta al cuerpo central y con una estructura interna alveolar; alveolos con un menor tamaño en la parte superficial de los *sacci* que en su parte interior; exina de aproximadamente 2,5  $\mu\text{m}$  de espesor, uniforme en toda la cara proximal del cuerpo central.

*P. preamarianus* es poco común en el Cenozoico europeo. Se ha encontrado en el Rupeliense de Francia (Châteauneuf, 1980) y en el Mioceno de Alemania y Polonia (Thiele-Pfeiffer, 1980; Worobiec & Szulc, 2010). Se relaciona con el género actual *Picea* Dietr. Hemos contabilizado 27 especímenes, que se han hallado en 14 niveles desde la secuencia de lignitos I hasta la  $\beta$ .

#### Género *Pinuspollenites* Raatz 1937 ex Potonié 1958

En los recuentos numéricos la mayoría de especímenes de *Pinuspollenites* no han podido ser identificados a nivel específico debido a la gran cantidad de morfologías existentes y la similitud entre ellas. Todos ellos han sido considerados como *Pinuspollenites* spp., al que hemos atribuido 36.745 especímenes que aparecen en todos los niveles estudiados.

La única especie que hemos llegado a identificar es *P. labdacus*, que se describe a continuación.

#### *Pinuspollenites labdacus* (Potonié 1931) Raatz 1937

Lám. 7, fig. 16

1931 – *Pollenites labdacus* Potonié, p. 3, fig. 32.

1937 – *Pinus-pollenites labdacus* (Potonié) Raatz, p. 16.

2002 – *Pityosporites labdacus* (Potonié) Thomson & Pflug; Cavagnetto, p. 170, lám. 5, fig. 6.

Granos de polen bisacados; longitud total: 58–70  $\mu\text{m}$ ; cuerpo central elipsoidal en vista polar y trapezoidal en vista ecuatorial, de 40–50  $\mu\text{m}$  de longitud; leptoma de superficie lisa y fina, de 5–10  $\mu\text{m}$  de longitud; generalmente visible como una zona de la exina más clara; *sacci* de contorno más o menos semicircular, con estructura interna alveolar; línea de unión al cuerpo central recta, claramente visible; alveolos cerrados, de menor tamaño en la periferia de los *sacci* que en la parte central de los mismos; espesor de la exina: 2–2,5  $\mu\text{m}$ , uniforme en toda la cara proximal del cuerpo central.



Esta especie ha sido identificada en múltiples localidades del Cenozoico europeo, entre ellas las del Oligoceno de Alemania y Groenlandia (Herrman, 2007; Birkenmajer *et al.*, 2010), y el Mioceno de Alemania, Polonia, Hungría, Dinamarca y España (Potonié, 1931; Thomson & Pflug, 1953; Stuchlik, 1964; Nagy, 1969; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Kohlman-Adamska, 1993; Larsson *et al.*, 2006; Słodkowska, 2009; Gaudant *et al.*, 2015). Stuchlik *et al.* (2002) consideran que se puede relacionar con *Pinus sylvestris* L., aunque pensamos que no se puede descartar la afinidad con otras especies, ya que actualmente los granos de polen de *P. sylvestris* presentan una longitud ecuatorial considerablemente menor (Carrión *et al.*, 2000).

#### Género *Zonalapollenites* Pflug en Thomson & Pflug 1953

En este género se incluyen los granos de polen afines al género arctoterciario *Tsuga* Carr., nativo de zonas templadas de Norteamérica y este de Asia. En el taxón genérico *Zonalapollenites* spp. hemos agrupado 29 especímenes distribuidos en 19 niveles desde la unidad de lignitos H al techo de la sucesión. Entre ellos hemos podido confirmar la presencia de, al menos, dos especies que se describen a continuación.

#### *Zonalapollenites igniculus* (Potonié 1931) Thomson & Pflug 1953

Lám. 8, fig. 22

1931 – *Sporonites igniculus* Potonié, p. 556, fig. 2.

1953 – *Zonalapollenites igniculus* (Potonié) Thomson & Pflug, p. 66, lám. 4, fig. 75.

2002 – *Zonalapollenites igniculus* (Potonié) Thomson & Pflug; Cavagnetto, p. 170, lám. 5, fig. 1.

Granos de polen monosacados dotados de *velum*, con contorno circular en vista polar; diámetro del grano: 53–58 µm; *velum* con aspecto arrugado-averrugado que se superpone ligeramente al cuerpo central en vista polar con 10–15 µm de anchura; superficie del cuerpo central averrugada; verrugas de hasta 3 µm de diámetro en la base.

*Z. igniculus* ha sido identificada desde el Eoceno al Plioceno en Alemania (Thomson & Pflug, 1953), en el Priaboniense del sureste de Estados Unidos (Frederiksen, 1980), en el Oligoceno de Francia y Eslovenia (Schuler, 1990; Bruch, 1998) y en el Mioceno de Polonia y Hungría (Ziemińska-Tworzydło, 1974; Nagy, 1985). Hemos podido confirmar su presencia en los niveles DC-3 y φ-1.

*Zonalapollenites verrucatus* Krutzsch 1971 ex Ziemińska-Tworzydło 1974

Lám. 8, fig. 23

1971 – *Zonalapollenites verrucatus* Krutzsch, p. 144, lám. 39, figs. 1–10.

1974 – *Zonalapollenites verrucatus* Krutzsch; Ziemińska-Tworzydło, p. 353, lám. 12, fig. 4.

Granos de polen monosacados dotados de *velum*, con contorno circular en vista polar; diámetro del grano: 35–50 µm; *velum* con aspecto arrugado, de 2–4 µm de anchura; superficie del cuerpo central densamente averrugada; verrugas de diferentes formas, de aproximadamente 1 µm de diámetro en la base y 1–2 µm de altura.

*Z. verrucatus* ha sido identificada en el Mioceno de Polonia, Hungría y Estados Unidos (Ziemińska-Tworzydło, 1974; Nagy, 1985; Worobiec *et al.*, 2013). Aparece en As Pontes en los niveles H-8, E-5 y A-7.

Familia **Sciadopityaceae** Luer. 1877

Género ***Sciadopityspollenites*** Raatz 1937 ex Potonié 1958

*Sciadopityspollenites serratus* (Potonié & Venitz 1934) Raatz 1937 ex Potonié 1958

Lám. 8, fig. 25

1934 – *Sporites serratus* Potonié & Venitz, p. 15, lám. 1, figs. 6–7.

1958 – *Sciadopityspollenites serratus* (Potonié & Venitz) Raatz; Potonié, pp. 81–82, lám. 10, fig. 109.

2002 – *Sciadopityspollenites serratus* (Potonié & Venitz) Thiergart; Cavagnetto, p. 170, lám. 5, figs. 14–15.

Granos de polen inaperturados con contorno circular de 26–35 µm de diámetro; presencia de leptoma o adelgazamiento de la exina en la cara distal que, cuando es apreciable, aparece como una parte de la exina de color más claro que el resto; exina de aproximadamente 2 µm de espesor; superficie de la exina densamente averrugada; verrugas de diferentes tamaños, de 2–3 µm de diámetro en la base y hasta 2 µm de altura.

*S. serratus* es la especie más común del género *Sciadopityspollenites* en el Cenozoico. Ha sido identificada desde el Eoceno al Mioceno en Alemania (Thomson & Pflug, 1953), en el Rupeliense de Francia (Châteauneuf, 1980; Schuler, 1990), el Chattienense de Eslovenia y

Bulgaria (Bruch, 1998; Ivanov *et al.*, 2007b) y el Mioceno de Polonia, Hungría y Austria (Stuchlik, 1964; Nagy, 1969; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Piwocki & Ziemińska-Tworzydło, 1997; Doláková & Kováčová, 2008). Actualmente, la única especie de la familia *Sciadopityaceae* es *Sciadopitys verticillata* Siebold & Zucc., que es endémica de Japón. Hemos encontrado 16 ejemplares en 15 niveles, desde la secuencia de lignitos H a la ε.

## **Angiospermae (Magnoliophyta)**

### **Angiospermas basales**

Orden **Nymphaeales** Salisb. Ex Bercht. & J. Presl. 1820

Familia **Nymphaeaceae** Salisb. 1805

Género *Nupharipollis* Krutzsch 1970

*Nupharipollis echinatus* Krutzsch 1970

Lám. 9, figs. 29-31

1970 – *Nupharipollis echinatus* Krutzsch, p. 148, lám. 40, figs. 1–11.

2002 – *Nupharipollis echinatus* Krutzsch; Cavagnetto, p. 174.

Granos de polen monosulcados; longitud del eje ecuatorial: 32–50  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje polar: 18–25  $\mu\text{m}$ ; sulco tan largo como el eje ecuatorial, que recorre toda la longitud de la cara distal, de hasta 7  $\mu\text{m}$  de anchura; grosor de la exina de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina equinada; espinas irregularmente distribuidas, de hasta 6  $\mu\text{m}$  de longitud; ornamentación entre los elementos esculturales psilada.

Esta especie se describió en sedimentos del Plioceno de Alemania (Krutzsch, 1970b). Ha sido identificada en el Mioceno de Alemania, Bulgaria y Polonia (Ashraf & Mosbrugger, 1996; Ivanov *et al.*, 2007b; Worobiec & Szulc, 2010). Se asemeja a los granos actuales del género de origen arctoterciario *Nuphar* Sm. (Stuchlik *et al.*, 2014), que habita en latitudes templadas del Hemisferio Norte. En As Pontes hemos identificado 59 ejemplares, que han aparecido en 15 niveles distribuidos en la mitad inferior de la sucesión.

Género *Nymphaepollenites* Thiele-Pfeiffer 1980

En este taxón se han incluido granos de polen baculados-equinados afines a los del género actual de origen plurirregional *Nymphaea* L. A partir de granos de polen “reticulados u, ocasionalmente, baculados o equinados”, Sah (1967) erigió el género *Nymphaeacidites* que describió de manera superficial. En la descripción original señaló que incluye granos de polen reticulados. Sin embargo, ninguna especie actual de *Nymphaea* produce granos de polen con ese tipo de ornamentación. Posteriormente, Nagy (1969) describió el género *Nymphaepollenites* para designar “granos de polen redondeados, zonasulcados, cubiertos de proyecciones equinadas”. Cuando su trabajo estaba preparado para su publicación, añadió una nota a pie de página reconociendo la legitimidad del género *Nymphaeacidites*, afirmando desconocerlo en el momento de escribir su trabajo. Años más tarde, Nagy (1985) volvió a citar a *Nymphaepollenites* haciendo hincapié en la exina de superficie lisa como principal diferencia con *Nymphaeacidites*. Desde entonces, *Nymphaepollenites* Nagy ha sido aceptado por algunos autores como Jansonius & Hills (1981). Sin embargo, la especie tipo del género (*Nymphaepollenites pannonicus* Nagy) se considera sinónima de *Sigmopollis pseudosetarius* (Weyland & Pflug) Krutzsch & Pacltová (= *Inaperturopollenites pseudosetarius* Weyland & Pflug), lo cual invalida al género. Thiele-Pfeiffer (1980) erigió de nuevo el género *Nymphaepollenites*, esta vez de forma válida, haciendo referencia a granos de polen zonasulcados de superficie lisa.

*Nymphaepollenites* sp. 1

Lám. 12, figs. 1-8

2002 – *Monocolpopollenites* sp. Arecaceae, *Arenga*; Cavagnetto, lám. 8, fig. 19.

Granos de polen zonasulculados (sensu Punt *et al.*, 2007), de contorno redondeado (a veces casi circular) en vista polar; eje ecuatorial: 25–42 µm; súculo dispuesto en la cara distal, en forma de anillo alrededor del contorno ecuatorial y concéntrico respecto al mismo, a menudo difícilmente apreciable en toda su circunferencia, que divide al grano en dos mitades desiguales, una de las cuales en la cara proximal, es de tamaño ligeramente superior; ocasionalmente, presencia de una concavidad característica de la superficie que encierra la apertura y puede apreciarse al microscopio óptico como una zona marcadamente más oscura que el resto de la superficie; distancia entre la apertura y el contorno ecuatorial en vista polar: 2–5 µm; grosor de la exina: 1–1,5 µm; superficie de la exina baculada, equinada o gemada, pudiendo estar presente uno o los tres tipos de ornamentación en un mismo ejemplar;

elementos esculturales distribuidos por la superficie de manera irregular, no organizada, con densidad variable de un espécimen a otro; longitud de los elementos esculturales: 0,5–5  $\mu\text{m}$  siendo en algunos especímenes mayor en la cara proximal; espesor de los elementos esculturales en la base: 1,4–2  $\mu\text{m}$ ; grosor de las báculas en la parte distal: 0,5–1  $\mu\text{m}$ . La ornamentación de la exina entre los elementos esculturales es psilada.

Los especímenes de As Pontes no se asemejan a ninguna de las especies incluidas hasta ahora en el género *Nymphaeapollenites*. El género *Nymphaea* ha sido escasamente citado en estudios palinológicos y, en los casos en las que se menciona (Larsson *et al.*, 2006; Jahns, 2007; Jiménez Moreno *et al.*, 2007b), no vienen acompañados de descripciones ni de figuras que permitan su comparación. Hemos contabilizado 1.575 granos de este tipo distribuidos en 35 niveles, fundamentalmente en la mitad inferior de la sucesión. Son abundantes o comunes en L-1, L-3, L-4, J-1, J-3, J-4, H-7, H-8, H-G, G-1, G-2, G-F, F-4, E-1, DC-4, C-2, C-B y B-A.

#### *Nymphaeapollenites* sp. 2

Lám. 12, figs. 9-12

2002 – *Inaperturopollenites* sp.; Cavagnetto, lám. 6, figs. 10–11.

Granos de polen zonasulculados (sensu Punt *et al.*, 2007), de contorno redondeado, a veces casi circular; eje polar: 25–35  $\mu\text{m}$ ; sùculo en forma de anillo dispuesto alrededor del contorno ecuatorial y concéntrico respecto al mismo, que divide al grano en dos mitades desiguales, siendo la de la cara proximal de tamaño ligeramente mayor; presencia de una característica concavidad de la superficie que encierra la apertura, que puede apreciarse al microscopio óptico como una zona marcadamente más oscura que el resto de la superficie; distancia en vista polar entre la apertura y el contorno ecuatorial: 2,5–4  $\mu\text{m}$ ; grosor de la exina de alrededor de 1  $\mu\text{m}$ ; en la cara proximal, superficie de la exina gemada, aunque también aparecen báculas; en la cara distal, superficie de la exina perforada, concretamente en el área que encierra la apertura; elementos esculturales distribuidos de forma no organizada por la superficie, con escasa densidad; longitud de los elementos esculturales: 0,5–1  $\mu\text{m}$ ; perforaciones de hasta 1,5  $\mu\text{m}$ . La ornamentación de la exina entre los elementos esculturales y perforaciones es psilada.

Por lo general, los granos zonasulcados y perforados se han relacionado con la familia Araceae (Zetter *et al.*, 2001; Friis *et al.*, 2004; Hesse & Zetter, 2005, 2007). Zetter *et al.* (2001) identificaron granos con cierta similitud a los aquí estudiados en materiales del Ypresiense de Austria, que asignaron a *Proxapertites operculatus* Van der Hammen. Los especímenes de As Pontes difieren significativamente de estos al exhibir una ornamentación gemada o baculada en la cara proximal. Se han identificado 228 ejemplares, que han aparecido en 16 niveles, fundamentalmente en la base de la sucesión (secuencias de lignitos L y J).

*Nymphaepollenites* sp. 3

Lám. 12, figs. 13-14

Granos de polen zonasulcados (sensu Punt *et al.*, 2007), de contorno prácticamente circular; eje polar: 20–33  $\mu\text{m}$ ; sùculo en forma de anillo, a menudo difícilmente observable, dispuesto en la cara distal alrededor del contorno ecuatorial, que divide al grano en dos mitades desiguales, una de las cuales, la proximal, es de tamaño ligeramente superior; grosor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina densamente averrugada; elementos esculturales de 1,5–4,7  $\mu\text{m}$  de diámetro en la base y hasta 3  $\mu\text{m}$  de longitud.

Estos granos de polen no han sido descritos previamente en el Cenozoico europeo. Al menos uno de los especímenes de As Pontes presenta una superficie psilada en la cara distal, al igual que los granos de la especie actual *Nymphaea mexicana* Zucc. (Hesse & Zetter, 2005). Se han identificado once ejemplares en L-4 y uno en E-1.

*Nymphaepollenites* sp. 4

Lám. 12, figs. 15-16

2002 – *Inaperturopollenites* sp., *Cypripedium*; Cavagnetto, p. 171, lám. 6, fig. 9.

2002 – *Incertae sedis*; Cavagnetto, lám. 16, fig. 14.

En este taxón hemos incluido los ejemplares que comparten las características de *Nymphaepollenites* sp. 1, pero exhiben una llamativa forma triangular. Hemos contabilizado cuatro especímenes de este tipo en los niveles J-1, G-2 y F-4.

## Magnólicas

Orden **Chloranthales** R. Br. 1835

Familia **Chloranthaceae** R. Br. Ex. Sims 1820

Género *Emmapollis* Krutzsch 1970

*Emmapollis major* Krutzsch & Vanhoorne 1977

Lám. 9, figs. 25-28

1977 – *Emmapollis major* Krutzsch & Vanhoorne, p. 25, lám. 11, fig. 22.

2002 – *Emmapollis pseudoemmaensis* Krutzsch; Cavagnetto, p.171.

Granos de polen monosulcados; contorno de redondeado a elíptico; diámetro ecuatorial: 25–38  $\mu\text{m}$ ; apertura de forma irregular, normalmente con bordes redondeados y un diámetro de 10–20  $\mu\text{m}$ ; endoapertura posiblemente recubierta por una capa externa de exina; grosor de la exina: 1,5–2  $\mu\text{m}$ ; superficie predominantemente pilada, con algunas zonas baculadas; elementos esculturales de hasta 2  $\mu\text{m}$  de longitud, densamente distribuidos y dando a veces la impresión de formar un retículo; superficie de la endoapertura con una ornamentación más gruesa que la del resto del grano de polen. En ella, los *pila* se encuentran más separados entre sí y son más gruesos, llegando a ser averrugada, con verrugas de hasta 3–4  $\mu\text{m}$  en la base.

Las especies *Emmapollis pseudoemmaensis* Krutzsch y *E. major* son muy similares y, en la práctica, difíciles de diferenciar. Los especímenes de As Pontes han sido atribuidos a la segunda especie en razón de su tamaño, siempre mayor de 25  $\mu\text{m}$ . Granos de polen de este tipo han sido identificados en el Cretácico, incluyéndose en el género *Clavatipollenites* Couper (Traverse, 2007; Martínez *et al.*, 2013). El registro fósil más antiguo del que se tiene constancia procede del Aptiense (Cretácico Inferior) (Muller, 1981). *E. major* fue descrita en sedimentos del Thanetiense de Bélgica (Krutzsch & Vanhoorne, 1977). Estos granos de polen tienen una morfología que permite relacionarlos con la familia Chloranthaceae, de origen paleotropical, que representa uno de los linajes más primitivos de las angiospermas (Martínez *et al.*, 2013). Actualmente consta de cuatro géneros que habitan regiones tropicales del sudeste asiático, Madagascar, Nueva Zelanda, América Central y Las Antillas. En As Pontes se han identificado 46 especímenes, distribuidos de manera puntual en 31 de los niveles estudiados.

*Emmapollis* sp. 1

Lám. 9, figs. 18, 24

Granos de polen monosulcados; subprolotos o prolato-esferoidales; ratio P/E = 1,1–1,2; longitud del eje polar: 25–30 µm; longitud del eje ecuatorial: 21–27 µm; sulco de 22–28 µm de longitud; superficie de la exina idéntica a la de la especie anteriormente descrita; presencia de engrosamientos de la exina en los márgenes del colpo con elementos esculturales pilados más gruesos que en el resto de la superficie del polen.

A diferencia de *E. major*, la apertura es completa, produciéndose tanto en la nexina como en la sexina. En total, se han identificado cinco especímenes en los niveles J-5, H-4, A-3 y δ-5. Particularmente, los del nivel δ-5 son significativamente más pequeños que el resto de fósiles identificados.

Orden **Magnoliales** Bromhead 1938

Familia **Magnoliaceae** Juss. 1789

Género ***Magnoliaepollenites*** Nagy 1969

*Magnoliaepollenites* cf. *neogenicus* (Krutzsch 1970) Mohr 1984

Lám. 11, figs. 1-2

1970 – *Magnolipollis neogenicus major* Krutzsch, p. 136, lám. 34, figs. 1–10.

1970 – *Magnolipollis neogenicus minor* Krutzsch, p. 134, lám. 33, figs. 1–18.

1984 – *Magnoliaepollenites neogenicus neogenicus* (Krutzsch) Mohr, p. 64, lám. 8, figs. 10.1, 10.2, 12.

2002 – *Magnolipollis neogenicus* Krutzsch; Cavagnetto, p. 174.

Grano de polen monosulcado de contorno elipsoidal-alargado en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 65–70 µm; longitud del eje polar: 30–35 µm; sulco aproximadamente de la máxima longitud que el diámetro ecuatorial; exina columelada de unas 1,5 µm de espesor; superficie de la exina punteada; *puncta* de diferentes diámetros, densamente distribuidos por toda la superficie del grano, acercándose algunos a 1 µm.

El único ejemplar hallado en As Pontes presenta características intermedias entre las especies *M. neogenicus* y *M. magnolioides* (Krutzsch 1970) Planderová 1990. El diámetro



de los *puncta* es mayor de 0,5  $\mu\text{m}$  como corresponde a la primera. Sin embargo, no se observa que la superficie sea rugulada entre los *puncta*, como correspondería a la segunda. El tamaño podría encajar con la descripción de ambas especies, ya que se encuentra en la parte inferior del rango de *M. neogenicus* y en la superior de *M. magnolioides*.

*M. neogenicus* es poco común en el Cenozoico europeo. Fue descrita en sedimentos del Chattense de Alemania (Krutzsch, 1970b) y en el Mioceno de Polonia y Alemania (Kohlman-Adamska, 1993; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Ashraf & Mosbrugger, 1996; Worobiec, 2009). Es morfológicamente similar a los granos de polen del género plurirregional *Magnolia* L., que integra más de 200 especies de árboles y arbustos que habitan regiones tropicales y subtropicales desde el sudeste asiático a Indonesia, y regiones templadas y subtropicales de América. El espécimen estudiado procede del nivel I-2.

## **Monocotas (Monocotiledóneas)**

Orden **Alismatales** R. Br. ex Bercht. & J. Presl 1820

Familia **Alismataceae** Vent. 1799

Género ***Orapollis*** Krutzsch 1966

*Orapollis potsdamensis* Krutzsch 1966

Lám. 10, figs. 8-9

1966 – *Orapollis potsdamensis* Krutzsch, p.34, lám. 7, figs. 11–21.

Granos de polen pantoporados, con más de diez poros, de contorno casi circular, marcadamente ondulado; diámetro: 12–19  $\mu\text{m}$ ; poros circulares o elípticos, hundidos, de 1,8–5  $\mu\text{m}$  de diámetro; exina de 1,5–2  $\mu\text{m}$  de grosor, ligeramente más fina alrededor de los poros; exina columelada; superficie de la exina granulada.

*O. potsdamensis* no es una especie común en el Cenozoico. Se ha identificado en el Neógeno de Alemania, Polonia y España (Krutzsch, 1966a; Kohlman-Adamska, 1993; Ashraf & Mosbrugger, 1996; Gaudant *et al.*, 2015). Se puede relacionar con el género actual de origen plurirregional *Alisma* L. En As Pontes se han identificado 75 ejemplares distribuidos en 41 niveles a lo largo de toda la sección.

Familia **Araceae** Juss. 1789

Género ***Lemna*** L. 1753

Tipo *Lemna*

Lám. 9, figs. 32-36

Granos de polen inaperturados de contorno redondeado, en algunos casos casi circular; diámetro: 15–20  $\mu\text{m}$ ; exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina finamente equinada; elementos esculturales de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de longitud, terminados de forma apuntada, ocasionalmente roma; ornamentación del espacio existente entre las espinas psilada.

Nuestros especímenes son similares a los actuales de *Lemna minor* Hegelm. (Reille, 1992; pág. 436), una especie cosmopolita que habita principalmente en el Hemisferio Norte. Se han identificado de manera puntual 39 especímenes en 17 niveles distribuidos a lo largo de toda la sucesión.

Familia **Hydrocharitaceae** Juss. 1789

Género ***Punctilongisulcites*** Krutzsch 1970

*Punctilongisulcites punctiechinatus* Krutzsch 1970

Lám. 10, figs. 1-7

1970 – *Punctilongisulcites punctiechinatus* Krutzsch, p. 150, lám. 41, figs. 10–11.

Granos de polen monosulcados de contorno oval en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 32–55  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje polar: 24–36  $\mu\text{m}$ ; sulco estrecho difícilmente visible de aproximadamente la misma longitud que el eje ecuatorial; exina de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina equinada; espinas de hasta 2  $\mu\text{m}$  de longitud, de forma apuntada o más o menos roma, de tamaño uniforme en toda la superficie; elementos esculturales unidos por otras espinas de menor tamaño o por un *muri* pobremente definido de menos de 0,5 de altura que da la impresión de ser una estructura reticulada.

*P. punctiechinatus* se ha encontrado de forma escasa en el Cenozoico europeo. Fue descrita en sedimentos del Plioceno de Alemania (Kruttsch, 1970b). Ha sido citada en el Mioceno Superior de Polonia y Bulgaria (Ivanov *et al.*, 2007a; Stuchlik *et al.*, 2014). La ornamentación de la exina es característica de la familia Hydrocharitaceae. Concretamente, se ha sugerido una relación con la especie de origen arctoterciario *Stratiotes aloides* L., distribuida en latitudes templadas de Europa y Asia. En As Pontes se han identificado 108 especímenes en 37 niveles repartidos prácticamente a lo largo de toda la sucesión.

*Punctilongisulcites* sp. 1

Lám. 11, figs. 3-7

Granos de polen monosulcados que muestran en vista polar, en los casos excepcionales de buena preservación, un contorno elipsoidal; longitud del eje ecuatorial: 55–65  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje polar: 35–45  $\mu\text{m}$ ; sulco estrecho de 45–55  $\mu\text{m}$  de longitud, no siempre fácilmente visible, recto, dispuesto a lo largo del eje ecuatorial; exina de aproximadamente 2,5  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina reticulada; *muri* de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de altura, marcadamente mayor en los puntos en los que confluyen los elementos del *muri*, en los que se eleva observándose con forma apuntada al microscopio óptico; al SEM se aprecia que las elevaciones del retículo tienen forma roma y están densamente cubiertas de numerosos gránulos muy característicos (ver lám. 11, fig. 7); lúmenes del retículo poligonales de hasta 4  $\mu\text{m}$  de diámetro, de tamaño más o menos uniforme en toda la superficie.

La estructura de la exina de esta especie, concretamente las elevaciones del retículo, permiten relacionarla con la familia Hydrocharitaceae (Tanaka *et al.*, 2004). En As Pontes se han contabilizado 36 especímenes, dos de ellos en los niveles E-1 y A $\alpha$ -3 y, los 34 restantes, en C-B.

Familia **Potamogetonaceae** Bercht. & Presl 1823

Género **Potamogetonacidites** Sah 1967

*Potamogetonacidites ovalis* Grabowska & Ważyńska en Stuchlik *et al.*, 2009

Lám. 13, figs. 9-10

2002 – *Inaperturopollenites* sp., Potamogetonaceae, *Potamogeton*; Cavagnetto, p. 171.

2009 – *Potamogetonacidites ovalis* Grabowska & Ważyńska, p. 8, lám. 1, figs. 6–10.

Granos de polen inaperturados de contorno oval; eje de mayor longitud de aproximadamente 28  $\mu\text{m}$ ; eje de menor longitud de unas 20  $\mu\text{m}$ ; espesor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada; muri de 1  $\mu\text{m}$  de altura; lúmenes del retículo de forma poligonal, de entre 1 y 3  $\mu\text{m}$  de longitud.

La localidad tipo de *P. ovalis* se encuentra en Kosztowo, en la parte central de Polonia, donde fue identificada en sedimentos del Mioceno Inferior (Stuchlik *et al.*, 2009). También ha sido hallada en otras localidades miocenas de Polonia (Stuchlik, 1964; Kohlman-Adamska, 1993). Exhibe una morfología que lo emparenta con el género actual de origen plurirregional *Potamogeton* L. En As Pontes hemos identificado dos especímenes en los niveles H-4 y DC-1.

## **Commelinidas**

Orden **Arecales** Bromhead 1840

Familia **Arecaceae** Bercht. & J. Presl 1820

Género *Arecipites* Wodehouse 1933 emend. Krutzsch 1970

El género *Arecipites* engloba granos de polen fósil, monosulcados, con sulcos tan largos o más cortos que el eje ecuatorial en la cara distal, y superficie reticulada en la que el diámetro del lumen es mayor en la cara proximal y disminuye en la distal a medida que los lúmenes se encuentran más cerca del colpo. Estas características morfológicas se encuentran en diversos géneros de las familias Amaryllidaceae, Araceae, Arecaceae y Butomaceae.

*Arecipites* cf. *brandisensis* Krutzsch 1970

Lám. 9, figs. 3-5

1970 – *Arecipites brandisensis* Krutzsch, p. 104, lám. 21, figs. 1–7.

Granos de polen monosulcados, simétricos en vista polar y de contorno oval-redondeado (a veces casi circular); longitud del eje ecuatorial: 15–22  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje polar: 13–18  $\mu\text{m}$ ; sulco estrecho, dispuesto a lo largo del eje ecuatorial, que alcanza el contorno ecuatorial;

exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina reticulada; lúmenes del retículo de la cara proximal redondeados, de hasta 1,5  $\mu\text{m}$  de diámetro; lúmenes del retículo con diámetros menores en la cara distal.

Esta especie se encuentra de forma poco común en el Cenozoico de Europa. Fue descrita en sedimentos miocenos de Alemania (Krutzsch, 1970b). Los especímenes de As Pontes tienen un tamaño ligeramente inferior a los descritos por Krutzsch en la definición de la especie. Estos granos de polen presentan características morfológicas que los asemejan a los de algunos géneros actuales de la familia Arecaceae, de origen plurirregional. En As Pontes los ejemplares de esta especie han sido contabilizados junto a los de *A. convexus* y *A. minireticulatus*. En total se han identificado 146 granos atribuibles a estos tres taxones (*Arecipites* spp.), que se distribuyen puntualmente en 47 niveles a lo largo de toda la secuencia, excepto en el nivel A $\alpha$ -3 en el que llegan a ser comunes. La presencia de *A. cf. brandisensis* ha sido confirmada en los niveles H-8, A $\alpha$ -1, A $\alpha$ -2 y A $\alpha$ -2.

*Arecipites convexus* (Thiergart 1938) Krutzsch 1970

Lám. 9, figs. 9-11

1938 – *Sabalpollenites convexus* Thiergart, p. 308, lám. 24, fig. 15.

1970 – *Arecipites convexus* (Thiergart) Krutzsch, p. 103, lám. 21, figs. 20–31.

2002 – *Arecipites convexus* (Thiergart) Krutzsch; Cavagnetto, p. 174.

Granos de polen monosulcados, a menudo asimétricos; contorno oval-redondeado en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 19–22  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje polar: 15–19  $\mu\text{m}$ ; sulco dispuesto a lo largo del eje ecuatorial mayor que alcanza el contorno ecuatorial; extremos finales del sulco con forma redondeada, a menudo ensanchados en alguno de los extremos finales; exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina reticulada; lúmenes del retículo poligonales de hasta 1,5  $\mu\text{m}$  de diámetro en la cara proximal; lúmenes del retículo de diámetro considerablemente menor en la cara distal.

Esta especie, que también es poco común en el Cenozoico europeo, ha sido citada en el Bartonense (Eoceno Medio) de la Cuenca de París (Châteauneuf, 1980) y en el Mioceno de Alemania y Polonia (Krutzsch, 1970b; Thiele-Pfeiffer, 1980; Stuchlik *et al.*, 2014). Se asemeja a los granos de algunos géneros actuales de la familia Arecaceae. En particular, es patente la presencia de *A. convexus* en los niveles G-2, DC-1, A-5, A-7, A $\alpha$ -2, A $\alpha$ -3 y  $\beta$ -9.

*Arecipites klettwitzensis* Krutzsch 1970

Lám. 9, figs. 7-8

1970 – *Arecipites klettwitzensis* Krutzsch, p. 118, lám. 25, figs. 1–19.

Granos de polen monosulcados de contorno oval-alargado, con las zonas ecuatoriales de aspecto apuntado en vista polar; cara proximal (la opuesta al sulco) más o menos aplanada; cara distal (en la que se encuentra el colpo) claramente convexa; longitud del eje ecuatorial: 29–35  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje polar: 17–20  $\mu\text{m}$ ; sulco estrecho, dispuesto a lo largo de toda la longitud del eje ecuatorial; exina de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina reticulada; lúmenes del retículo de 0,5  $\mu\text{m}$  de diámetro máximo en la cara proximal; lúmenes del retículo con diámetros menores en la cara distal, prácticamente indiferenciables al microscopio óptico.

Fue descrita en sedimentos del Mioceno de Alemania (Krutzsch, 1970b). Los granos de polen de esta especie presentan características morfológicas que los asemejan a los de algunos géneros actuales de la familia Arecaceae. En As Pontes se han identificado siete ejemplares en los niveles DC-2,  $\beta$ -8 y  $\epsilon\phi$ -4.

*Arecipites minireticulatus* Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło en Stuchlik *et al.*

2014

Lám. 9, figs. 15-17

2014 – *Arecipites minireticulatus* Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło; Stuchlik *et al.*, p. 20, lám. 4, figs. 10, 12–14.

Granos de polen monosulcados de contorno oval más o menos alargado, con las zonas ecuatoriales apuntadas en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 22–29  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje polar: 16–18  $\mu\text{m}$ ; sulco estrecho dispuesto a lo largo de toda la longitud del eje ecuatorial, que alcanza el contorno ecuatorial; grosor de la exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada; lúmenes del retículo poligonales y tamaño variable, de 1  $\mu\text{m}$  de diámetro como máximo en la cara proximal; lúmenes del retículo con diámetros menores en la cara distal.

Fue descrita en sedimentos miocenos de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2014), y es una especie poco común en el Terciario de Europa. Presenta similitud con los granos de polen actuales del género plurirregional *Sabal* Adans, de palmeras del sudeste de los Estados Unidos. La

presencia de *A. minireticualtus* ha sido confirmada en los niveles L-4, DC-1, DC-2, A-6 y  $\delta$ -7.

Género ***Dicolpopollis*** Pflanzl 1956 ex Potonié 1966

*Dicolpopollis kockelii* Pflanzl 1956 ex Potonié 1966

Lám. 13, figs. 15-17, 20

1956 – *Dicolpopollis kockelii* Pflanz, p. 241, lám. 16, fig. 9.

1966 – *Dicolpopollis kockelii* Pflanz; Potonié, p. 160.

2002 – *Dicolpopollis kockelii* Pflanz; Cavagnetto, p. 174, lám. 8, fig. 26.

Granos de polen dicolpados de contorno cuadrangular redondeado y ligera asimetría, siendo en vista polar una de las áreas polares más estrecha que la otra; longitud del eje ecuatorial: 19–25  $\mu\text{m}$ ; colpos paralelos; espesor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada; lúmenes del retículo de menos de 1  $\mu\text{m}$  de diámetro, de tamaño uniforme en toda la superficie del grano.

Esta especie se ha encontrado de forma común en el Eoceno de la Cuenca de París y Alemania (Châteauneuf, 1980; Riegel *et al.*, 2015), el Oligoceno de Turquía (Akyol, 1971; Akkiraz *et al.*, 2011) y el Mioceno de Alemania, Polonia y sur de China (Krutzsch, 1970b; Thiele-Pfeiffer, 1980; Piwocki & Ziemińska-Tworzydło, 1997; Yao *et al.*, 2011). Concretamente, el género *Dicolpopollis* es especialmente abundante en materiales del Eoceno y Oligoceno de Europa y Norteamérica (Ediger *et al.*, 1990). Estos granos de polen son morfológicamente similares a los actuales del género paleotropical *Calamus* L. (Calamoideae), que engloba palmeras con una distribución pantropical. En As Pontes, los granos de polen de esta especie han sido contabilizados junto a los de *Dicolpopollis* sp. 1, ya que a menudo la ornamentación de la exina, el principal carácter diferenciador de ambas especies, no se puede apreciar claramente. Se han identificado 3.053 especímenes de ambas especies (*Dicolpopollis* spp.) en 65 niveles a lo largo de toda la secuencia. Son comunes en H-2, H-5, DC-2, DC-3, D-C, C-B, A $\alpha$ -2,  $\beta$ -3,  $\beta$ -5,  $\beta$ -7,  $\beta$ -9,  $\beta$ -10,  $\beta$ -11,  $\gamma$ -1,  $\delta$ -2 y  $\delta$ -5, y abundantes en H-7, H-8, C-2,  $\alpha$ -1,  $\alpha$ -4,  $\alpha$ -5,  $\beta$ -2,  $\beta$ -4,  $\beta$ -8 y  $\beta$ - $\gamma$ .

*Dicolpopollis* sp. 1

Lám. 13, figs. 18-19, 22

Granos de polen muy similares morfológicamente a los de *D. kockelii*, con la diferencia fundamental de que su superficie es ligeramente averrugada cuando es observada al microscopio óptico. Presentan verrugas que varían en tamaño y forma, con diámetros desde 0,5  $\mu\text{m}$  hasta 2  $\mu\text{m}$ . El estudio de microscopía electrónica ha permitido reconocer una estructura reticulada en la exina (lámina 13, fig. 22), la cual es diferente de la *D. kockelii*, tal y como esta se muestra en Stuchlik *et al.* (2014).

Morfológicamente, también es similar a los granos de polen de *Calamus*. En un estudio morfológico del polen de diez especies recientes del citado género, Kedves (1980) señala que *C. longisetus* Griff. y *C. palustris* Griff. poseen una exina con ornamentación rugulada-averrugada. En As Pontes, esta forma polínica ha sido considerada junto a *D. kockelii* (ver especie anterior).

Género *Monocolpopollenites* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953 emend. Krutzsch 1970

*Monocolpopollenites tranquillus* (Potonié 1934) Thomson & Pflug 1953 ex Jansonius & Hills 1976

Lám. 9, figs. 6, 12

1934 – *Pollenites tranquillus* Potonié, p. 51, lám. 2, fig. 8.

1953 – *Monocolpopollenites tranquillus* (Potonié) Thomson & Pflug, p. 62, lám. 4, figs. 24–37, 39–47.

1976 – *Monocolpopollenites tranquillus* (Potonié) Thomson & Pflug; Jansonius & Hills, tarjeta nº 1691.

Granos de polen monosulcados, asimétricos en vista polar, con contorno oval; longitud del eje ecuatorial: 28–34  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje polar: 18–21  $\mu\text{m}$ ; sulco estrecho de longitud ligeramente inferior al eje ecuatorial y sin ensanchamiento en sus extremos, que terminan de forma más o menos redondeada; exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina psilada o ligeramente escábrida.

El registro de esta especie se remonta al Cretácico Superior. Así, en España ha sido identificada en sedimentos del Campaniense–Maastrichtiense (Peyrot *et al.*, 2013). Además, es una forma común en el Cenozoico del Hemisferio Norte, habiendo sido citada en el



Thanetiense (Paleoceno) de Bélgica (Krutzsch & Vanhoorne, 1977), el Eoceno de Hungría, Francia, Mississippi (Estados Unidos) y Dinamarca (Kedves, 1965; Châteauneuf, 1980; Frederiksen, 1980; Schuler, 1990; Willumsen, 2004), el Oligoceno de Bélgica, Inglaterra y Turquía (Roche, 1978; Boulter & Craig, 1979; Akgün & Sözbilir, 2001) y el Mioceno de Hungría, Polonia y Dinamarca (Kedves & Bohony, 1966; Nagy, 2005; Larsson *et al.*, 2006). Estos granos son semejantes a los de algunos géneros de las subfamilias paleotropicales de palmeras arborescentes de las subfamilias Arecoideae y Coryphoideae, que habitan bosques tropicales de Sudamérica, África, Sudeste asiático, La India, Indonesia y la costa este de Australia. Kedves & Bohony (1966) señalaron el parecido de este grano de polen con el de *Martinezia caryotifolia* Kunth (Arecoideae). En As Pontes se han encontrado 43 especímenes distribuidos en 18 niveles, desde la base de la sucesión hasta la secuencia de lignitos  $\delta$ .

Orden **Poales** Small 1903

Familia **Cyperaceae** Juss. 1789

Género ***Cyperaceapollis*** Krutzsch 1970

*Cyperaceapollis neogenicus* Krutzsch 1970

Lám. 11, figs. 8-10

1970 – *Cyperaceapollis neogenicus* Krutzsch, p. 66, lám. 7, figs. 4–14.

Granos de polen monoporados con contorno oval; diámetro polar: 22–45  $\mu\text{m}$  (poro situado en el polo distal); diámetro ecuatorial: 22–33  $\mu\text{m}$ ; poro de forma oval, de 8–10  $\mu\text{m}$  de diámetro con el margen irregular; exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de grosor. En algunos especímenes son visibles de cuatro a cinco zonas de adelgazamiento de la exina que se encuentran equidistantes a la altura de la mitad del eje polar, similares a poros, con forma circular u oval y diámetro menor al del poro. Superficie de la exina escábrida; ornamentación alrededor de poro granulada.

*C. neogenicus* aparece comúnmente en el Neógeno, a pesar de que estos granos de polen por lo general no se identifican a nivel específico. Se ha citado en el Paleógeno de Francia (Ollivier-Pierre, 1980) y Mioceno de Alemania, Hungría y Polonia (Krutzsch, 1970b; Nagy,

1985; Piwocki & Ziemińska-Tworzydło, 1997). Sus características morfológicas coinciden con las de algunas especies actuales cosmopolitas de los géneros *Carex* L., *Cladium* R. Br. y *Scirpus* L. Hemos identificado 7.581 especímenes, que se encuentran en todos los niveles estudiados, excepto en G-F y  $\delta$ -2, siendo común o abundante en la mayoría de ellos.

*Cyperaceaepollis piriformis* Thiele-Pfeiffer 1980

Lám. 11, figs. 11-12

1980 – *Cyperaceaepollis piriformis* Thiele-Pfeiffer, p. 121, lám. 7, figs. 20–22.

Granos de polen monoporados, de contorno piriforme; longitud del eje polar: 38–50  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 23–45  $\mu\text{m}$ ; poro situado en el polo distal, ovalado, de 8–10  $\mu\text{m}$  de diámetro, con el margen irregular; exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de grosor. En algunos especímenes son visibles de cuatro a cinco zonas de adelgazamiento de la exina con aspecto y localización similar a los de *C. neogenicus*. Superficie de la exina escábrida, que pasa a ser granulada alrededor del poro.

Esta especie ha sido identificada en sedimentos paleógenos de Francia (Ollivier-Pierre, 1980), oligocenos de Eslovenia (Bruch, 1998) y miocenos de Alemania y Polonia (Thiele-Pfeiffer, 1980; Kohlman-Adamska, 1993; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994). Su morfología permite relacionarla con especies como *Bulboschemus maritimus* (L.) Palla, *Cladium mariscus* (L.) Pohl. y *Eleocharis palustris* (L.) Roem. & Schult. Se han identificado 844 ejemplares que han aparecido en 70 niveles a lo largo de toda la secuencia estratigráfica.

Familia **Poaceae** Rchb. 1828

Género ***Graminidites*** Cookson 1947 ex Krutzsch 1970

Todas las especies de *Graminidites* presentan afinidades con numerosos géneros de la familia Poaceae, que está distribuida de manera cosmopolita en los cinco continentes. Debido a su similitud y, por tanto, a la dificultad para discriminarlos a nivel específico, la mayor parte de los especímenes han sido identificados en esta Tesis a nivel genérico como *Graminidites* spp. Se han atribuido 489 especímenes a este taxón, que se distribuyen en 80 niveles a lo largo de toda la sucesión.

*Graminidites cf. bambusoides* Stuchlik en Ziemińska-Tworzydło *et al.* 1994

Lám. 12, fig. 24

1994 – *Graminidites bambusoides* Stuchlik; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, p. 14, lám. 8, figs. 4–5.

Granos de polen monoporados de contorno redondeado, no del todo circular en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 40–47  $\mu\text{m}$ ; poro circular con *annulus* situado en la cara distal; diámetro del poro de aproximadamente 3  $\mu\text{m}$ ; *annulus* de unas 3  $\mu\text{m}$  de anchura; grosor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina finamente granulada o lisa.

Los ejemplares de As Pontes poseen un tamaño ligeramente inferior al indicado en la descripción original de la especie, al igual que un poro de menor tamaño. *G. bambusoides* fue descrita en sedimentos del Mioceno Medio de Polonia (Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994). Ha sido citada en otros estudios llevados a cabo en materiales miocenos de Eslovaquia, Polonia y España (Planderová, 1990; Worobiec & Worobiec, 2005; Gaudant *et al.*, 2015). Se han identificado 20 especímenes en 13 niveles, desde la secuencia de lignitos K hasta la  $\beta$ .

*Graminidites crassiglobosus* (Trevisan 1967) Krutzsch 1970

Lám. 12, figs. 17-18

1967 – *Monoporopollenites crassiglobosus* Trevisan, p. 49, lám. 33, fig. 5.

1970 – *Graminidites crassiglobosus* (Trevisan) Krutzsch, p. 56, lám. 3, figs. 1–17.

Granos de polen monoporados de contorno redondeado, no del todo circular en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 22–23  $\mu\text{m}$ ; poro circular o elipsoidal con *annulus* situado en la cara distal; diámetro del poro: de 2–3  $\mu\text{m}$ ; *annulus* de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de anchura; grosor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina finamente granulada o casi lisa.

*G. crassiglobosus* fue descrita en sedimentos miocenos de Alemania (Krutzsch, 1970b). También ha sido identificada en el Mioceno de Polonia y Hungría (Stuchlik, 1964; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Nagy, 1985). En As Pontes han aparecido 48 ejemplares en 19 niveles distribuidos por toda la secuencia, de manera más abundante en A $\alpha$ -1.

*Graminidites pseudogramineus* Krutzsch 1970

Lám. 12, figs. 21-23

1970 – *Graminidites pseudogramineus* Krutzsch, p. 54, lám. 1, figs. 6–11.

Granos de polen monoporados de contorno circular o casi circular en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 31–39  $\mu\text{m}$ ; poro circular, situado en la cara distal, dotado de un conspicuo *annulus*; diámetro del poro: 3–4,5  $\mu\text{m}$ ; anchura del *annulus*: 2–3  $\mu\text{m}$ ; grosor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina granulada.

Esta especie fue descrita en sedimentos del Plioceno de Alemania (Krutzsch, 1970b). Ha sido identificada en el Mioceno de Polonia, Eslovaquia y Alemania (Stuchlik, 1964; Planderová, 1990; Kohlman-Adamska, 1993; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Ashraf & Mosbrugger, 1996). En As Pontes es la especie de *Graminidites* más abundante. Hemos contabilizado 204 especímenes en 40 niveles a lo largo de toda la sección.

*Graminidites* sp. 1

Lám. 12, figs. 19-20

Granos de polen monoporados de contorno redondeado, no del todo circular en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 22–28  $\mu\text{m}$ ; poro circular, situado en la cara distal y dotado de un *annulus*; diámetro del poro de aproximadamente 2  $\mu\text{m}$ ; *annulus* tan grueso o más grueso que el diámetro del poro; grosor de la exina: 1,5–2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina con ornamentación indistinta, ligeramente averrugada en algunos especímenes.

Por el grosor de la exina y del *annulus*, la especie descrita más cercana es *G. neogenicus* Krutzsch. Sin embargo, los especímenes de As Pontes son más pequeños y presentan una ornamentación diferente. Se han identificado cinco ejemplares en los niveles J-4, H-8, F-4, E-5 y C-3.

Familia **Typhaceae** Juss. 1789

Género *Sparganiaceapollenites* Thiergart 1937 emend. Krutzsch 1970

En este género se incluyen granos de polen monoporados relacionados con los géneros plurirregionales y actualmente casi cosmopolitas *Sparganium* L. y *Typha* L. La similitud morfológica de las tres especies identificadas que se describen a continuación dificulta una adecuada discriminación taxonómica de las mismas cuando se estudian al microscopio óptico. Por esta razón, en los estudios numéricos las tres se han agrupado en el taxón

*Sparganiaceapollenites* spp., al que se han atribuido 6.641 especímenes que se encuentran en 92 niveles a lo largo de toda la secuencia.

*Sparganiaceapollenites magnoides* Krutzsch 1970

Lám. 13, figs. 11-12

1970 – *Sparganiaceapollenites magnoides* Krutzsch, p. 82, lám. 13, figs. 14–23.

2002 – *Sparganiaceapollenites magnoides* Krutzsch; Cavagnetto, p. 171.

Granos de polen monoporados de contorno circular o casi circular en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 30–35  $\mu\text{m}$ ; poro circular o elíptico situado en la cara distal, de 4–7  $\mu\text{m}$  de diámetro; grosor de la exina: 1,5–2,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada; lúmenes del retículo poligonales, de hasta 3  $\mu\text{m}$  de longitud en la cara proximal y ligeramente menores hacia la distal; muri de hasta 2  $\mu\text{m}$  de altura.

*S. magnoides* ha sido escasamente citada en el Cenozoico europeo ya que, en la mayor parte de los estudios consultados, los granos de polen de este tipo se identificaron a nivel genérico. Fue descrita en sedimentos del Mioceno de Alemania (Krutzsch, 1970b) y también ha sido identificada en el Mioceno de Polonia y Hungría (Stuchlik, 1964; Nagy, 1969, 1985; Kohlman-Adamska, 1993). Concretamente, la presencia de *S. magnoides* se ha podido confirmar en C-B y  $\phi$ -1.

*Sparganiaceapollenites neogenicus* Krutzsch 1970

Lám. 13, figs. 7-8

1970 – *Sparganiaceapollenites neogenicus* Krutzsch, p. 82, lám. 13, figs. 1–13.

2002 – *Sparganiaceapollenites neogenicus* Krutzsch; Cavagnetto, p. 171.

Granos de polen monoporados de contorno circular en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 25–27  $\mu\text{m}$ ; poro circular situado en la cara distal, de 3–4  $\mu\text{m}$  de diámetro; espesor de la exina: 1,5–2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada; lúmenes del retículo poligonales, de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de longitud en la cara proximal y ligeramente menores en la distal; muri de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de altura.

Esta especie fue descrita en sedimentos del Mioceno de Alemania (Krutzsch, 1970b). Ha sido citada posteriormente en el Rupeliense de Turquía (Akkiraz & Akgün, 2005) y Mioceno

de Polonia y España (Ziemińska-Tworzydło, 1974; Kohlman-Adamska, 1993; Gaudant *et al.*, 2015). La presencia de *S. neogenicus* se ha constatado en A $\alpha$ -3.

*Sparganiaceapollenites polygonalis* Thiergart 1937

Lám. 13, figs. 13-14

1937 – *Sparganiaceapollenites polygonalis* Thiergart, p. 307, lám. 24, fig. 11.

2002 – *Sparganiaceapollenites polygonalis* Thiergart; Cavagnetto, p. 171.

Granos de polen monoporados de contorno en vista polar casi circular o poligonal; longitud del eje ecuatorial: 15–24  $\mu\text{m}$ ; poro circular o alargado situado en la cara distal, de 2–4,5  $\mu\text{m}$  de diámetro; grosor de la exina: 1–2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada; lúmenes del retículo poligonales, de hasta 2  $\mu\text{m}$  de longitud en la cara proximal, ligeramente menores en la cara distal; muri de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de altura.

Esta es la especie de *Sparganiaceapollenites* más comúnmente identificada en el Cenozoico. Ha sido citada en materiales oligocenos de Turquía (Akkiraz & Akgün, 2005) y miocenos de Polonia, Suiza, Alemania y Hungría (Stuchlik, 1964; Meon-Vilain, 1968; Krutzsch, 1970b; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Thiele-Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985). Se ha encontrado en los niveles H-8, H-9, E-6, C-B, A-3, A-6,  $\beta$ -6 y  $\phi$ -1.

## **MONOCOTAS INCERTAE SEDIS**

Género *Aglaoreidia* Erdtman 1960 emend. Fowler 1971

*Aglaoreidia pristina* Fowler 1971

Lám. 13, figs. 1-5

1971 – *Aglaoreidia pristina* Fowler, p. 141, lám. 1, figs. 1–2.

Granos de polen monoporados, con simetría bilateral y, en vista polar, contorno elíptico o esferoidal; longitud del eje ecuatorial: 25–40  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje polar: 25–30  $\mu\text{m}$ ; cara polar en la que se encuentra el poro marcadamente convexa; cara polar opuesta al poro plana, o menos convexa que la opuesta; poros circulares o elípticos, de 2,8–5,2  $\mu\text{m}$  de diámetro; grosor de la exina: 1,5–2,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada; lúmenes del retículo poligonales, de hasta 3  $\mu\text{m}$  de longitud en las inmediaciones del poro, extendiéndose

linealmente hacia la cara opuesta siguiendo la dirección del eje de mayor longitud del grano; lúmenes del retículo significativamente menores (0,5–1  $\mu\text{m}$ ) en la cara opuesta al poro, que se extienden linealmente hacia la cara en la que se encuentra el poro siguiendo la dirección del eje de menor longitud del grano; muri de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de altura.

Esta especie es muy poco común en el Cenozoico europeo. Fue descrita en sedimentos del Priaboniense de Inglaterra (Fowler, 1971). Posteriormente, ha sido citada por Frederiksen (1980) en el Bartonense del sur de Estados Unidos y por Ramírez-Arriaga *et al.* (2006) en materiales de edad similar en el sur de México. Se han sugerido diversas afinidades botánicas para el género *Aglaoreidia*: las familias Rupiaceae, Potamogetonaceae (Schuler, 1990), Amaryllidaceae (Stuchlik, 1964), Sparganiaceae y Typhaceae (Sittler & Schuler, 1975). Hemos identificado 53 especímenes en siete niveles: G-2, G-F, DC-3, B-A, A-1, A $\alpha$ -1 y A $\alpha$ -2.

Género *Arecipites* Wodehouse 1933 emend. Krutzsch 1970

*Arecipites longicolpatus* Krutzsch 1970

Lám. 9, figs. 13-14

1970 – *Arecipites longicolpatus* Krutzsch, p. 112, lám. 25, figs. 1–13.

Granos de polen monosulcados de contorno elipsoidal, con las zonas ecuatoriales apuntadas en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 35–37  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje polar de unas 14  $\mu\text{m}$ ; colpo estrecho dispuesto a lo largo de toda la longitud del eje ecuatorial que alcanza el contorno ecuatorial; grosor de la exina: 1,5–2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada; *muri* de hasta 1  $\mu\text{m}$  de altura; lúmenes del retículo de hasta 2,5  $\mu\text{m}$  de diámetro máximo en la cara proximal; lúmenes de diámetro menor situados en la cara en la que se dispone el colpo.

*A. longicolpatus* fue descrita en sedimentos del Plioceno de Alemania (Krutzsch, 1970b). Es una especie poco común que también se ha identificado en el Eoceno de Francia (Schuler, 1990). Estos granos de polen presentan similitudes morfológicas con los de algunos géneros de las familias Amaryllidaceae, Araceae y Arecaceae. Hemos hallado nueve ejemplares en siete niveles: I-1, I-4, DC-1, DC-3, A-4, A-7 y  $\beta$ -8.

*Arecipites papillosus* (Mürriger & Pflug 1951 ex Thomson & Pflug 1953) Krutzsch 1970

Lám. 9, figs. 1-2

1951 – Stark warziger Monokotyledonen-Typus; Mürriger & Pflug, p. 88, lám. 5, figs. 6–9.

1953 – *Monocolpopollenites papillosus* (Mürriger & Pflug) Thomson & Pflug, p. 63, lám. 4, figs. 38, 48.

1970 – *Arecipites papillosus* (Mürriger & Pflug en Thomson & Pflug) Krutzsch, p. 100, lám. 20, figs. 1–6.

Granos de polen monosulcados de contorno oval-redondeado en vista polar; longitud del eje ecuatorial de aproximadamente 32  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje polar de unas 30  $\mu\text{m}$ ; colpo estrecho, de la misma anchura en toda su longitud; exina de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de espesor; superficie de la exina reticulada; retículo con *muri* de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de longitud y lúmenes de forma poligonal de hasta 2–2,5  $\mu\text{m}$  de diámetro en la cara proximal, y claramente menores en la distal.

Esta especie, muy poco común en el Cenozoico europeo, fue descrita en sedimentos eocenos y oligocenos de Alemania (Krutzsch, 1970b). Además, se ha citado en el Mioceno de Polonia (Worobiec, 2009). Presenta una similitud morfológica con distintos granos de polen de algunos géneros de las familias Araceae, Arecaceae y Butomaceae. En As Pontes únicamente se han encontrado dos especímenes en los niveles E-2 y E-3.

*Arecipites symmetricus* Krutzsch 1970

Lám. 9, figs. 19-20

1970 – *Arecipites symmetricus* Krutzsch, p. 108, lám. 23, figs. 11–18.

Granos de polen monosulcados, de contorno oval y ápices redondeados en vista polar; longitud del eje ecuatorial de aproximadamente 23  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje polar de unas 16  $\mu\text{m}$ ; colpo estrecho dispuesto en la misma dirección que el eje ecuatorial, que no llega a alcanzar el contorno ecuatorial; exina de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina reticulada; *muri* de hasta 1  $\mu\text{m}$  de altura; diámetro máximo de los lúmenes del retículo en la cara proximal: 2–2,5  $\mu\text{m}$ ; lúmenes del retículo con diámetro menor en la cara en la que se dispone el colpo.

Esta especie es relativamente común en el Cenozoico europeo. Fue descrita en sedimentos del Mioceno de Alemania (Krutzsch, 1970b), y, posteriormente, se encontró en el Eoceno de Francia (Schuler, 1990), Oligoceno de Turquía (Akgün & Sözbilir, 2001) y Mioceno de



Polonia (Kohlman-Adamska, 1993). Se puede relacionar con distintos géneros de las mismas familias de monocotiledóneas mencionadas para *A. longicolpatus*. Hemos contabilizado tres especímenes en los niveles  $\alpha$ -4,  $\beta$ -8 y  $\delta$ -7.

Género ***Liliacidites*** Couper 1953

*Liliacidites crassisulcatus* Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło en Stuchlik *et al.*

2014

Lám. 9, figs. 21-23

2014 – *Liliacidites crassisulcatus* Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło; Stuchlik *et al.*, p. 24, lám. 8, figs. 1–5.

Granos de polen monosulcados, simétricos; contorno oval-redondeado en vista polar; longitud del eje ecuatorial de aproximadamente 18  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje polar de unas 15  $\mu\text{m}$ ; sulco recto, dispuesto a lo largo del eje ecuatorial dotado de un engrosamiento de la exina a lo largo de toda su longitud. Este sulco alcanza el contorno ecuatorial o termina muy próximo al mismo, encontrándose sus extremos finales ligeramente ensanchados; exina de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de espesor; superficie de la exina reticulada; lúmenes del retículo poligonales de aproximadamente 0,5  $\mu\text{m}$  de diámetro, de tamaño más o menos uniforme en toda la superficie.

*L. crassisulcatus* es una especie de reciente creación. Tan solo ha sido previamente citada en el Mioceno Medio de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2014). Posiblemente, con anterioridad estos granos de polen fueron identificados en el contexto de otra especie u otro género, por lo que es complicado tratar de conocer su registro en el Cenozoico. Sus características morfológicas los aproximan a diferentes géneros de las familias Asparagaceae, Amaryllidaceae, Araceae, Iridaceae y Liliaceae. Han aparecido dos ejemplares en los niveles  $\alpha$ -4 y  $\beta$ -8.

## **Eudicotas (Eudicotiledóneas)**

### **Eudicotiledóneas basales**

Orden **Ranunculales** Juss. ex Bercht. & J. Presl 1820

Familia **Ranunculaceae** Juss. 1789

Ranunculaceae gen. et sp. indet. 1

Lám. 27, figs. 18-19

Granos de polen tricolpados, prolatos o subprolatos; longitud del eje polar: 25–33  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 18–23  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,2–1,4; colpos estrechos que se aproximan a la zona polar, rectos o ligeramente curvados; grosor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; exina marcadamente columelada; superficie de la exina granulada; gránulos de aproximadamente 0,8  $\mu\text{m}$  de diámetro, irregularmente distribuidos por la superficie.

Este tipo de granos se puede relacionar con algunos géneros de la familia Ranunculaceae como *Pulsatilla* Mill., *Ranunculus* L. y *Callianthemum* C.A. Mey. (Reille, 1992) nativos de regiones templadas del Hemisferio Norte. Señalamos también el parecido con la especie *Clerodendrupollenites microechinatus* Skawińska, de la que difiere por presentar un tamaño notablemente inferior. Hemos identificado once especímenes en diez niveles, localizados desde la secuencia de lignitos E hasta la  $\beta$ .

Orden **Proteales** Juss. ex Bercht. & J. Presl 1820

Familia **Platanaceae** T. Lestib. 1826

Género **Platanipollis** Grabowska en Ziemińska-Tworzydło et al. 1994

*Platanipollis ipelensis* (Pactlová 1966) Grabowska en Ziemińska-Tworzydło et al. 1994

Lám. 19, figs. 4-6

1966 – *Tricolporopollenites ipelensis* Pactlová, p. 25, lám. 19, figs. 14–19.

1994 – *Platanipollis ipelensis* (Pactlová) Grabowska; Ziemińska-Tworzydło et al. 1994, p. 26, lám. 14, fig. 21.

Granos de polen tricolporados, prolato-esferoidales o subprolatos; ratio P/E = 1,04–1,22; longitud del eje polar: 22–23  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 18–22  $\mu\text{m}$ ; índice del área polar de aproximadamente 0,32; colpos estrechos y rectos, de 16–17  $\mu\text{m}$  de longitud, que no se unen en las zonas polares; poros circulares o ligeramente alargados, de 1–3  $\mu\text{m}$  de diámetro; exina de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina con ornamentación microreticulada; muri

de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de longitud; lúmenes del retículo de contorno redondeado y aproximadamente 0,5  $\mu\text{m}$  de diámetro, de aspecto más o menos uniforme en toda la superficie del grano.

*P. ipelensis* ha sido identificada en sedimentos paleógenos del Inglaterra y Polonia (Gruas-Cavagnetto, 1976; Słodkowska, 2009), en el Chattienense de Eslovaquia (Pacltová, 1982) y el Mioceno de Alemania, la República Checa y Austria (Pacltová, 1982; Doláková, 2004; Doláková & Kováčová, 2008). Sus características morfológicas permiten relacionarla con el género plurirregional *Platanus* L., que se distribuye por zonas templadas y subtropicales del Hemisferio Norte. En As Pontes se han identificado 37 ejemplares en 19 niveles. Estos granos aparecen siempre de forma esporádica desde el nivel H-4 hasta el techo de la sucesión.

Orden **Buxales** Takht. ex Reveal 1995

Familia **Buxaceae** Dumort. 1822

Género ***Buxapollis*** Krutzsch 1966

*Buxapollis buxoides* Krutzsch 1966

Lám. 24, figs. 1-5

1966 – *Buxapollis buxoides* Krutzsch, p. 32, lám. 6, figs. 8–12.

Granos de polen pantoporados de contorno circular; longitud del diámetro ecuatorial: 22–29  $\mu\text{m}$ ; poros circulares con margen irregular de 1,5–2  $\mu\text{m}$  de diámetro, distribuidos de manera homogénea por toda la superficie del grano; exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina reticulada; diámetro de los lúmenes del retículo: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; *muri* de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de altura.

Esta especie, poco común en el Terciario de Europa, fue descrita por primera vez en sedimentos miocenos de Alemania (Krutzsch, 1966a). Posteriormente, fue encontrada en el Oligoceno de Francia y Turquía (Schuler, 1990; Akkiraz & Akgün, 2005), y en el Mioceno de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2009). Es similar a los granos de polen de la especie arbustiva de origen arctoterciario *Buxus sempervirens* L., que habita en la Región Mediterránea. Se han identificado 522 especímenes que se encontraron en 76 niveles a lo largo de toda la sucesión.

En especial, aparecieron de forma común en L-3, L-4, I-1, I-2, I-4, G-1, G-2, G-F, F-3, F-4 y E-1.

Género *Nagyipollis* Kedves 1962

*Nagyipollis* sp. 1

Lám. 24, figs. 6-8

Grano de polen tricolporado; prolato esferoidal; ratio P/E = 1,0; longitud del eje polar: 31  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 30  $\mu\text{m}$ ; colpos diploporados, largos y estrechos, no unidos en la zona polar; márgenes de los colpos y de los poros con engrosamientos conspicuos de la nexina que se observan al microscopio óptico como una banda oscurecida de aproximadamente 4,5  $\mu\text{m}$  de grosor; poros (2 por colpo) circulares o ligeramente llongados de 5  $\mu\text{m}$  de diámetro, con el margen bien definido y con unas llamativas extensiones perpendiculares a la dirección del colpo; espesor de la exina: 2–2,5  $\mu\text{m}$ ; sexina ligeramente adelgazada en los bordes de los colpos; superficie de la exina reticulada; *muri* de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de altura, siendo la base menos gruesa que la parte distal; lúmenes del retículo, que varían ligeramente de tamaño y forma a partir de 1,3  $\mu\text{m}$  de diámetro máximo, de tamaño más o menos uniforme en toda la superficie del grano de polen.

Las características morfológicas de este único ejemplar permiten relacionarlo con el género *Buxus* (Bessedik, 1983). Concretamente, la forma de sus colpos y poros lo asemejan al grupo actual del tipo *B. bahamensis* descrito por Köhler (1981). Dentro de este grupo, el grano de polen identificado se asemeja a las especies *B. bahamensis* Baker, *B. cubana* (A. Rich.) Baill., *B. flaviramea* Mathou, *B. muelleriana* Urb. y *B. pilosula* Urb., todas ellas de origen paleotropical y de distribución caribeña. El espécimen estudiado se halló en el nivel L-2.

*Nagyipollis* sp. 2

Lám. 23, figs. 33-34

Granos de polen posiblemente sincolporados; forma prolada con ratio P/E = 1,37; longitud del eje polar: 26  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 19  $\mu\text{m}$ ; colpos largos y estrechos con cuatro o cinco poros. En los ejemplares identificados no se puede apreciar si los colpos están unidos

en la zona polar. Por lo tanto, creemos que es posible que se trate de granos sincolporados. De no ser así, el área polar sería muy reducida. Márgenes de los colpos sin engrosamiento significativo de la exina; poros circulares o ligeramente llongados, de 2–2,2  $\mu\text{m}$  de diámetro, con el margen bien definido; exina de 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina microreticulada; *muri* de aproximadamente 0,7  $\mu\text{m}$  de altura; lúmenes del retículo de menos de 0,5  $\mu\text{m}$  de diámetro, de tamaño más o menos uniforme en toda la superficie del grano de polen.

Las características morfológicas de estos granos también permiten relacionarlos con el género *Buxus* (Bessedik, 1983). En particular, la forma de los colpos y poros los asemejan, como a la especie anterior, con el grupo de *B. bahamensis*. Concretamente, los granos identificados se parecen a los de las especies de origen paleotropical *B. marginalis* Urb. y *B. subcolumnaris* Müll. Arg., que viven en islas del Mar Caribe. Hemos hallado dos especímenes en los niveles G-1 y  $\beta$ -3.

#### Género *Pseudospinaepollis* Krutzsch 1966

##### *Pseudospinaepollis pseudospinosus* Krutzsch 1966

Lám. 23, figs. 26-32

1966 – *Pseudospinaepollis pseudospinosus* Krutzsch, p. 33, lám. 6, figs. 13–18.

Granos de polen pantoporados, habitualmente con siete poros; forma esferoidal y contorno ligeramente ondulado; longitud del diámetro ecuatorial: 16–20  $\mu\text{m}$ ; poros circulares de 1,4–1,8  $\mu\text{m}$  de diámetro, dotados de *annulus* bien definido de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; espesor de la exina de unas 2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada; *muri* de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de altura y 1,5  $\mu\text{m}$  de espesor en su parte más distal, en la que es tan ancho o más que los lúmenes que forma el propio retículo; *muri* menos grueso en la base; diámetro de los lúmenes: 0,5–2  $\mu\text{m}$ ; forma de los lúmenes de redondeada a poligonal-alargada.

*P. pseudospinosus* es una especie rara en el Cenozoico. Fue descrita a partir de sedimentos del Eoceno de Alemania (Krutzsch, 1966a). Posteriormente ha sido identificada en el Priaboniense y Rupeliense de Francia (Schuler, 1990) y en el Mioceno de Alemania (Thiele-Pfeiffer, 1980). Krutzsch (1966a) y Thiele-Pfeiffer (1980) sugirieron una relación con la

familia Thymelaeaceae, sin embargo nos parece más probable la relación con Buxaceae. En particular, el tipo de reticulación y la forma y distribución de los poros la asemejan al grupo actual del tipo *B. glomerata* descrito por Köhler (1981). Dentro de este grupo, el polen identificado en As Pontes se asemeja a la especie paleotropical *B. glomerata* Müll. Arg., que habita varias islas del Mar Caribe. Se han identificado 77 ejemplares que se han hallado en 47 niveles a lo largo de toda la sección, apareciendo siempre esporádicamente.

## **Rósidas**

### **Rósidas basales**

Orden **Vitales** Juss. ex Bercht. & J. Presl 1820

Familia **Vitaceae** Juss. 1789

Género ***Parthenopollenites*** Traverse 1994

*Parthenopollenites formosus* (Mamczar 1960) Worobiec en Stuchlik *et al.* 2014

Lám. 26, figs. 1-5

1960 – *Pollenites formosus* Mamczar, p. 59, lám. 15, fig. 212.

2014 – *Parthenopollenites formosus* Worobiec; Stuchlik *et al.*, p. 37, lám. 21, figs. 5–8.

Granos de polen tricolporados; prolatos; longitud del eje polar de aproximadamente 32  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial de unas 21  $\mu\text{m}$ ; colpos largos, paralelos al contorno del grano, que no llegan a unirse en los polos; poros ligeramente alargados en la dirección del eje ecuatorial (lalongados); exina de aproximadamente 2  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina reticulada, con retículo heterobrochado en el que los lúmenes mayores que superan las 2  $\mu\text{m}$  de longitud, a veces se orientan en la misma dirección que el eje polar.

*P. formosus* es una especie poco común en el Cenozoico de Europa. Concretamente, este tipo de granos de polen han sido identificados (aunque atribuidos a otra especie) en sedimentos del Mioceno de Hungría, Alemania y Polonia (Nagy, 1969; Thiele-Pfeiffer, 1980; Worobiec, 2009). Presentan características morfológicas similares a los actuales de algunos géneros de la familia Vitaceae. En particular, algunos especímenes de esta especie han sido en ocasiones atribuidos al género paleotropical *Leea* D. Royen ex L. En As Pontes

se han contabilizado once especímenes en ocho niveles: H-1, DC-3, B-1, A-1, A-4, A-5, A-8 y  $\phi$ -3.

*Parthenopollenites marcodurensis* (Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953) Traverse  
1994

Lám. 25, figs. 30-31

1953 – *Tricolporopollenites marcodurensis* Pflug & Thomson; Thomson & Pflug, p. 103, lám. 13, figs. 5–9.

1994 – *Parthenopollenites marcodurensis* (Thomson & Pflug) Traverse, p. 287.

2002 – *Retitricolporites marcodurensis* (Pflug & Thomson) Roche & Schuler; Cavagnetto, p. 176, lám. 11, fig. 32.

Granos de polen tricolporados, prolatos; ratio P/E cercano a 2; longitud del eje polar: 41–45  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 21–23  $\mu\text{m}$ ; colpos largos y estrechos, que no llegan a unirse en los polos, pero que dejan un área polar muy reducida; poros circulares; exina de 2–3  $\mu\text{m}$  de grosor, ligeramente engrosada en los márgenes de los colpos; superficie de la exina reticulada; lúmenes del retículo de 1–2  $\mu\text{m}$  de longitud, algunos de ellos alargados en la misma dirección del eje polar.

Ha sido citada de forma usual en el Eoceno de Alemania, Francia y Turquía (Thomson & Pflug, 1953; Schuler, 1990; Akkiraz *et al.*, 2007; Lenz *et al.*, 2011), Oligoceno de la Cuenca de París, Eslovenia, Turquía y Alemania (Châteauneuf, 1980; Bruch, 1998; Akkiraz & Akgün, 2005; Herrman, 2007) y Mioceno de Polonia (Stuchlik, 1964; Piwocki & Ziemińska-Tworzydło, 1997; Worobiec, 2009). Tiene características morfológicas que la asemejan a los granos de polen de algunos géneros de origen plurirregional de la familia Vitaceae como *Ampeloxis* Michx., *Cayratia* Juss., *Cissus* L. y *Parthenocissus* Planch., cuyas especies incluyen pequeños arbustos y lianas que habitan zonas tropicales, subtropicales y templadas. Se han identificado seis especímenes en cinco niveles: H-4, H-11, F-2,  $\alpha$ -5 y  $\phi$ -1.

*Parthenopollenites neshobensis* (Traverse 1955) Traverse 1994

Lám. 26, figs. 6-10

1955 – *Parthenocissus neshobensis* Traverse, p. 60, lám. 11, fig. 81.

1994 – *Parthenopollenites neshobensis* Traverse, p. 287, lám. 2, fig. 31.

Granos de polen tricolporados, prolatos o subprolatos; longitud del eje polar: 28–33  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 25–30  $\mu\text{m}$ ; colpos largos, paralelos al contorno del grano de polen, que se acercan a los polos pero que no llegan a unirse; poros casi circulares, de 3,5–4  $\mu\text{m}$  de diámetro; exina de 1–2  $\mu\text{m}$  de espesor, engrosada en los márgenes de los colpos y en el contorno de los poros; superficie de la exina microrreticulada, con lúmenes como máximo de 1  $\mu\text{m}$  de longitud, normalmente de menor tamaño.

Fue descrita en rocas de edad Aquitaniense del noreste de Estados Unidos (Traverse, 1994). Ha sido identificada en materiales oligocenos de Bélgica y Eslovenia (Roche & Schuler, 1976; Bruch, 1998) y del Mioceno de Polonia (Kohlman-Adamska, 1993) de manera poco común. Los granos de polen de esta especie, al igual que los de *P. marcodurensis*, tienen una morfología similar a los de algunos géneros de la familia Vitaceae. En As Pontes se han identificado 55 especímenes en 34 niveles diferentes distribuidos prácticamente a lo largo de toda la secuencia.

Género *Vitispollenites* Thiele-Pfeiffer 1980

*Vitispollenites tener* Thiele-Pfeiffer 1980

Lám. 25, figs. 14-26

1980 – *Vitispollenites tener* Thiele-Pfeiffer, p. 166, lám. 16, figs. 11–14.

Granos de polen tricolporados, prolatos, de contorno elíptico en vista ecuatorial y triangular-redondeado, en vista polar; longitud del eje polar: 14–20  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 10–15  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E=1,33–1,4; colpos largos y estrechos, marcadamente curvados a la altura de los poros y sin engrosamiento de la exina en sus márgenes, que se acercan a la zona polar sin llegar a unirse; en vista polar, colpos profundos y ligeramente prominentes; índice de área polar: 0,28; poros circulares, de 1,1–1,8  $\mu\text{m}$  de diámetro, rodeados de un fino engrosamiento de la exina; espesor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina microreticulada; lúmenes del retículo de menos de 1  $\mu\text{m}$ , a menudo inapreciables, de longitud constante en toda la superficie.

Esta especie es poco común en el Cenozoico europeo. Fue descrita a partir de materiales miocenos de Alemania (Thiele-Pfeiffer, 1980). Ha sido también identificada en sedimentos del Mioceno de Polonia (Stuchlik, 1964; Worobiec, 2009). En Estados Unidos ha sido



determinada como *Vitispollenites forestdalensis* Traverse en sedimentos del Mioceno Inferior (Traverse, 1994). Estos granos son semejantes a los de algunas especies del género plurirregional *Vitis* L. En As Pontes se han identificado 1.138 especímenes que se reparten en 35 niveles de la mitad superior de la sucesión. Es común o abundante en los niveles H-10, F-2, E-3,  $\alpha$ -3,  $\beta$ -10,  $\beta$ - $\gamma$ ,  $\phi$ -4 y  $\phi$ -5.

*Vitispollenites* sp. 1

Lám. 25, fig. 27

Granos de polen tricolporados; prolato-esferoidales; longitud del eje polar: 20–22  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 18–20  $\mu\text{m}$ ; colpos largos y sumamente estrechos, que se disponen de manera paralela al contorno ecuatorial del grano de polen, acercándose a los polos sin llegar a unirse; poros circulares de aproximadamente 2  $\mu\text{m}$ , claramente delimitados por un fino engrosamiento de la exina; exina de menos de 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina psilada.

Los especímenes de As Pontes no pueden ser incluidos en la especie *V. tener* porque no son reticulados. Estos granos de polen poseen características morfológicas similares a algunas especies de origen plurirregional del género *Vitis* L., que incluye lianas que mayoritariamente habitan en climas templados del Hemisferio Norte, con algunos representantes distribuidos en zonas subtropicales. Hemos identificado dos ejemplares en los niveles B-A y A-8.

*Vitispollenites* sp. 2

Lám. 25, figs. 28-29

Grano de polen tricolporado, subprolato; longitud del eje polar: 39–40  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial de aproximadamente 30  $\mu\text{m}$ ; colpos largos, dispuestos paralelamente al contorno del grano de polen cuyos extremos se acercan a los polos sin llegar a fusionarse, que presentan engrosamientos de la exina en sus márgenes; poros circulares, de 3–4  $\mu\text{m}$  de diámetro; exina de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina psilada o ligeramente escábrida.

Se ha identificado un solo espécimen en el nivel H-2. Este grano de polen se diferencia fundamentalmente de los atribuidos a *Vitispollenites* sp. 1 por su tamaño, significativamente mayor.

## **Málvidas**

Orden **Myrtales** Rchb. 1828

Familia **Lythraceae** J.St.-Hil. 1805

Género ***Lythraceapollenites*** Thiele-Pfeiffer 1980

*Lythraceapollenites bavaricus* Thiele-Pfeiffer 1980

Lám. 20, figs. 1-4

1980 – *Lythraceapollenites bavaricus* Thiele-Pfeiffer, p. 165, lám. 16, figs. 5–10.

2002 – *Lythraceapollenites* sp., Type *Lawsonia*; Cavagnetto, p. 179.

Granos de polen heterocolpados, subprolotos o, más raramente, prolotos; ratio P/E 1,30–1,35; longitud del eje polar: 25–28  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 19–21  $\mu\text{m}$ ; colpos largos y normalmente curvados en la zona ecuatorial que no llegan a unirse en la zona polar, con engrosamientos de la exina en sus márgenes; pseudocolpos dispuestos intercaladamente a los colpos en número de tres, que en algunos especímenes pueden parecer simples pliegues de la exina; poros situados en los colpos, con una notable variabilidad morfológica, de circulares a alargados, con unas 4  $\mu\text{m}$  de diámetro (los poros alargados pueden orientarse tanto en la misma dirección del eje polar como en la dirección del eje ecuatorial); exina claramente columelada de 1,5  $\mu\text{m}$  de espesor; columelas especialmente visibles en las zonas polares; nexina y sexina de aproximadamente del mismo grosor; superficie de la exina psilada o escábrida.

*L. bavaricus* ha sido previamente identificada en sedimentos del Mioceno de Polonia y Alemania (Stuchlik, 1964; Thiele-Pfeiffer, 1980; Słodkowska, 2009). Posee una morfología similar a los de algunos géneros de origen paleotropical de la familia Lythraceae, por ejemplo, *Lawsonia* L. Esta familia está principalmente integrada por plantas herbáceas y acuáticas, con algunas llamativas excepciones de especies arbóreas y arbustivas. *Lawsonia* habita regiones tropicales y subtropicales de África, La India y el este asiático. En As Pontes

se han identificado de forma esporádica 23 especímenes en cinco niveles: F-1, F-2, E-2,  $\beta$ -8 y  $\delta$ -5.

*Lythraceapollenites decodonensis* Stuchlik en Ziemińska-Tworzydło *et al.* 1994

Lám. 19, figs. 18-22, 24-25

1994 – *Lythraceapollenites decodonensis* Stuchlik; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, p. 24, lám. 14, figs. 9–11.

2002 – *Lythraceapollenites* sp., Type *Decodon*; Cavagnetto, p. 179.

Granos de polen tricolporados (excepcionalmente heterocolpados), prolatos, subprolatos o, más raramente, prolato-esferoidales: ratio P/E de 1,11–1,58; longitud del eje polar: 19–23  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 12–19  $\mu\text{m}$ ; colpos largos que no llegan a unirse en la zona polar con engrosamientos de la exina en sus márgenes, generalmente curvados en la zona ecuatorial y dispuestos de manera más o menos paralela al contorno ecuatorial del grano de polen, aunque presentan una considerable diversidad morfológica que confiere a la especie diferentes aspectos; pseudocolpos no evidentes (en algunos especímenes se observa solo uno de ellos, de longitud menor que la de los colpos); poros de hasta 3,5  $\mu\text{m}$  de diámetro, rodeados por un engrosamiento de la exina, de morfología variable: circulares o ligeramente alargados, en algunos casos con una característica forma bilobulada; exina de 1,5–2  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina escábrida, en algunos casos casi lisa.

Esta especie es poco común en el Cenozoico europeo, ya que ha sido únicamente citada en Austria, desde el Oligoceno al Mioceno (Grímsson *et al.*, 2012) y en el Mioceno de Polonia (Stuchlik, 1964; Piwocki & Ziemińska-Tworzydło, 1997). Presenta una morfología similar a los granos del género arctoterciario *Decodon* J.F. Gmel., que actualmente es monoespecífico y habita zonas pantanosas de la costa atlántica de Estados Unidos. En As Pontes se han identificado 547 especímenes que se reparten en 19 niveles. Llega a ser abundante en F-1 y F-2 y común en E-4 y  $\beta$ -10.

*Lythraceapollenites striatus* Grabowska en Stuchlik *et al.* 2014

Lám. 19, figs. 26-28

2014 – *Lythraceapollenites striatus* Grabowska; Stuchlik *et al.*, p. 41, lám. 23, figs. 20–24.

Granos de polen tricolporados, prolatos o subprolatos; longitud del eje polar: 25–32  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 18–20  $\mu\text{m}$ ; colpos largos que no llegan a unirse en la zona polar

con engrosamientos de la exina en sus márgenes, y conspicuamente curvados en la zona ecuatorial; poros alargado y bilobulado, con una constricción en la parte central de aproximadamente 3  $\mu\text{m}$ ; exina de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de espesor; superficie de la exina estriada; estrías ligeramente oblicuas al eje polar.

Esta especie se distingue por la presencia de tres pseudocolpos, habiendo sido descrita como heterocolpada, aunque en los ejemplares estudiados no son claramente visibles. Por otra parte, los poros de estos granos tienen una forma característica que aparece en algunos géneros paleotropicales de la familia Lythraceae, como *Lafoensia* Vand., que habita regiones tropicales y subtropicales de Centro y Sudamérica. Únicamente se han identificado tres ejemplares en los niveles  $\beta$ -8 y  $\beta$ -10.

#### Familia **Melastomataceae** Juss. 1789

Melastomataceae gen. et sp. indet.

Lám. 16, figs. 33-35

Grano de polen heterocolpado y esferoidal; diámetro ecuatorial de aproximadamente 19  $\mu\text{m}$ ; aperturas colporoidadas intercaladas con aperturas simples de tipo colpo; aperturas simples y colporoidadas con longitud similar; colpos cortos y estrechos; superficie de la exina psilada.

Este grano de polen presenta una morfología que permite relacionarlo con algunos géneros actuales de la familia Melastomataceae. Ésta comprende unos 200 géneros y cerca de 4.500 especies de árboles, arbustos, lianas y epífitos de origen paleotropical, distribuidas ampliamente por regiones tropicales de todo el mundo. Tan solo se ha identificado un espécimen en el nivel DC-3.

#### Familia **Myrtaceae** Juss. 1789

Género *Cupanieidites* Cookson & Pike 1954 ex Krutzsch 1959

*Cupanieidites eucalyptoides* Krutzsch 1962

1962 – *Cupanieidites eucalyptoides* Krutzsch, p. 271, lám. 3, figs. 11–17.

Granos de polen sintricolporados y oblatos; contorno triangular y lados convexos en vista polar; eje ecuatorial de unas 14  $\mu\text{m}$  de longitud; colpos estrechos, unidos en el centro de las zonas polares; poros de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de diámetro, ligeramente hundidos en el contorno ecuatorial; exina de menos de 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina escábrida o prácticamente psilada.

El género *Cupanieidites* fue designado para agrupar granos de polen sincolporados o parasincolporados que no pueden ser atribuidos a *Myrtaceidites* Cookson & Pike ex Potonié al presentar una exina con un retículo más o menos claramente definido (Cookson & Pike, 1954, pág. 210; Thornhill & Macphail, 2012). Este tipo de ornamentación no se encuentra en Myrtaceae, sino en algunos géneros de la familia Sapindaceae, en concreto de la subfamilia Sapindoideae, que incluye especies que habitan regiones tropicales.

Krutzsch (1962c) consideró que no había diferencias morfológicas convincentes entre los géneros *Cupanieidites* y *Myrtaceidites* que sostuvieran una diferente afinidad botánica. Por esta razón describió la especie *Cupanieidites eucalyptoides*, de superficie lisa o escábrida. Sin embargo, en razón de este tipo de ornamentación, esta especie debería ser transferida a *Myrtaceidites*. En este caso, resulta imposible transferirla a este género manteniendo el nombre específico, ya que previamente fue publicada válidamente la especie *Myrtaceidites eucalyptoides* Cookson & Pike emend. Martin, que es claramente diferente de *C. eucalyptoides* al presentar un engrosamiento de la exina en los poros como tiene actualmente el género *Eucalyptus* L'Hér (Thornhill & Macphail, 2012). Por lo tanto, debería reemplazarse todo el binomio específico.

*C. eucalyptoides* se ha citado de manera relativamente común en el Cenozoico europeo, aunque siempre de manera puntual. Ha sido identificada en el Thanetiense de Bélgica (Krutzsch & Vanhoorne, 1977), el Eoceno de Alemania y Francia (Krutzsch, 1962c; Châteauneuf, 1980), el Oligoceno de Alemania, Polonia y Francia (Krutzsch, 1962c; Grabowska, 1965; Roche & Schuler, 1976) y el Mioceno de Polonia (Ziemińska-Tworzydło, 1974). A pesar de su nombre, no es comparable a ninguna especie del género *Eucalyptus*, sino a otros géneros de la familia Myrtaceae. Hemos identificado dos especímenes, en  $\beta$ -3 y  $\beta$ -4.

Género *Myrtaceidites* Cookson & Pike 1954 ex Potonié 1960

*Myrtaceidites* aff. *parvus* Cookson & Pike 1954 ex Frederiksen 1980

Lám. 16, figs. 26-28

1954 – *Myrtaceidites parvus* Cookson & Pike, p. 206, lám. 1, figs. 27–31.

1980 – *Myrtaceidites parvus* Cookson & Pike; Frederiksen, p. 58, lám. 14, figs. 9–11.

Granos de polen brevicolporados y oblatos; contorno triangular con lados convexos, más raramente rectos en vista polar; longitud del eje polar: 13–17  $\mu\text{m}$ ; colpos rectos que no se unen en las caras polares, aunque en algunos ejemplares se distingue en el *apocolpium* una estructura indefinida, a veces de forma triangular, que parte de los extremos de los colpos; poros de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de diámetro; exina de menos de 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina escábrida o casi psilada.

Hemos atribuido con duda los ejemplares estudiados a *M. parvus* debido a que el holotipo, designado por Frederiksen (1980), es un grano parasincolporado (Cookson & Pike, 1954, lám. 1, fig. 29) aunque en la descripción original se afirma que los colpos pueden encerrar o no “islas” en el *apocolpium*. *M. parvus* se ha citado poco en el Cenozoico europeo. Ha sido identificada desde el Eoceno hasta el Plioceno en Australia (Cookson & Pike, 1954), en el Priaboniense de Mississippi, Alabama y Colorado (Frederiksen, 1980; Wingate & Nichols, 2001) y el Mioceno de China (Yao *et al.*, 2011). Presenta una morfología que la relaciona de manera general con la de los granos de la familia Myrtaceae. Podemos señalar su semejanza con el polen de la especie actual, probablemente de origen paleotropical *Myrtus communis* L. (Reille, 1992, pág. 101), que habita en la región Mediterránea, tanto en Europa como en el norte de África. Hemos identificado 113 especímenes repartidos en 50 niveles a lo largo de toda la sucesión, aunque fundamentalmente se encuentran concentrados en la mitad inferior de la misma.

Familia **Onagraceae** Juss. 1789

Género *Corsinipollenites* Nakoman 1965

*Corsinipollenites oculusnoctis* (Thiergart 1940) Nakoman 1965

Lám. 18, fig. 10

1940 – *Pollenites oculus noctis* Thiergart, p. 47, lám. 7, fig. 1.

1965 – *Corsinipollenites oculusnoctis* (Thiergart) Nakoman, p. 156, lám. 8, figs. 1–5.

2002 – *Corsinipollenites oculus-noctis* (Thiergart) Nakoman; Cavagnetto, p. 172, lám. 7, fig. 27.

Granos de polen triporados, de contorno triangular, a veces casi circular en vista polar; zona interapertural convexa; diámetro ecuatorial de aproximadamente 55  $\mu\text{m}$ ; poros con *labrum* muy conspicuo; ectoporo circular de aproximadamente 8  $\mu\text{m}$  de diámetro, con un llamativo anillo que lo rodea de aproximadamente el mismo grosor (8  $\mu\text{m}$ ); exina columelada, de unas 4  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la sexina lisa, granulada alrededor de los poros.

Granos de polen de esta especie han sido citados de forma usual en el Cenozoico del Hemisferio Norte, en concreto, en el Eoceno de Alabama y Francia (Frederiksen, 1980; Schuler, 1990), el Rupeliense de Turquía (Bati & Sancay, 2007) y el Mioceno de Alemania, Polonia y Hungría (Obritzhauser-Toifl, 1954; Stuchlik, 1964; Nagy, 1969; Ziemińska-Tworzydło, 1974). Son similares a los de algunos géneros de la familia Onagraceae, como *Epilobium* L. (Stuchlik *et al.*, 2009), que fundamentalmente agrupa plantas herbáceas de origen plurirregional que se distribuyen de manera cosmopolita. Se han identificado seis especímenes en cuatro niveles de la mitad superior de la secuencia:  $\beta$ -8,  $\beta$ -10,  $\delta$ -1 y  $\phi$ -3.

*Corsinipollenites parvus* (Doktorowicz-Hrebnicka 1956) Słodkowska en Stuchlik *et al.*

2009

1956 – *Pollenites oculus noctis* Thiergart forma parva; Doktorowicz-Hrebnicka, pp. 103, 157, lám. 19, fig. 6.

2009 – *Corsinipollenites parvus* (Doktorowicz-Hrebnicka) Słodkowska; Stuchlik *et al.*, p. 32, lám. 19, figs. 8–14.

Esta especie de reciente creación se encontraba anteriormente incluida en la especie *C. oculusnoctis*. Słodkowska en Stuchlik *et al.* (2009). Cambió su estatus a la categoría de especie en razón de su tamaño, considerablemente menor y sus ectoporos con forma alargada. El espécimen de As Pontes tiene un eje ecuatorial de aproximadamente 40  $\mu\text{m}$ .

Esta especie ha sido a menudo identificada como *C. oculusnoctis*. En el Cenozoico europeo ha aparecido en el Mioceno de Polonia (Ziemińska-Tworzydło, 1974). Se ha identificado un solo espécimen en el nivel  $\beta$ -6.

Orden **Sapindales** Juss. ex Bercht. & J. Presl 1820

Familia **Anacardiaceae** R.Br 1818

Género ***Rhuspollenites*** Thiele-Pfeiffer 1980

*Rhuspollenites striaticus* Grabowska en Stuchlik *et al.* 2014

Lám. 27, figs. 22-24

2014 – *Rhuspollenites striaticus* Grabowska; Stuchlik *et al.*, p. 81, lám. 58, figs. 7–9.

Granos de polen tricolporados, prolatos; ratio P/E de aproximadamente 1,5; longitud del eje polar: 23–28  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 17–19  $\mu\text{m}$ ; colpos largos, de forma lanceolada en sus extremos y un marcado engrosamiento de la exina en sus márgenes, que no llegan a unirse en los polos; disposición de los colpos paralela al contorno del grano de polen, curvándose entre el poro y el extremo final del colpo; poros redondeados, a veces ligeramente alargados; exina de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; ornamentación estriado-reticulada, con distintos grados de estriación; lúmenes del retículo de menos de 1  $\mu\text{m}$  de diámetro que se mantienen de manera más o menos uniforme en toda la superficie del grano de polen.

Esta especie es poco común en el Cenozoico europeo. Ha sido citada en el Mioceno de Alemania y Polonia (Thiele-Pfeiffer, 1980; Worobiec, 2009). Su morfología permite relacionarlos con el género plurirregional *Rhus* L., que fundamentalmente incluye arbustos y pequeños árboles que viven en regiones tropicales, subtropicales y templadas de ambos hemisferios, incluida la Región Mediterránea. En As Pontes se han identificado 416 especímenes distribuidos en 55 niveles a lo largo de toda la sección, aunque con presencia más significativa y consistente a partir de la secuencia de lignitos F hasta el techo de la sucesión. Llega a ser común en los niveles F-2, B-A, A-2, A-5,  $\beta$ -3,  $\beta$ -4,  $\beta$ - $\gamma$ ,  $\delta$ -7 y  $\epsilon\phi$ -4.

*Rhuspollenites* sp. 1



Lám. 27, figs. 25-26

Granos de polen tricolporados, prolato-esferoidales; ratio P/E = 1,1; longitud del eje polar: 21–30  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 19–27  $\mu\text{m}$ ; colpos largos de forma lanceolada en sus extremos y un conspicuo engrosamiento de la exina en sus márgenes, que no llegan a unirse en los polos; disposición de los colpos paralela al contorno del grano de polen, con una ondulación entre el poro y el extremo final del colpo; poros marcadamente alargados en la misma dirección que el eje ecuatorial (lalongados); exina de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de grosor, con la sexina más gruesa que la nexina; ornamentación estriado-reticulada, con distintos grados de estriación, de manera que algunos especímenes excepcionalmente la presentan escasa o nula; retículo con lúmenes que llegan a tener como máximo 1  $\mu\text{m}$  en las zonas polares; disminución progresiva del diámetro de los lúmenes del retículo hacia la zona ecuatorial.

Los especímenes de As Pontes no han sido incluidos en ninguna de las especies del género descritas hasta ahora porque presentan una llamativa forma esferoidal. La especie más cercana es *Rhuspollenites ornatus* Thiele Pfeiffer, que tiene forma subprolata, con ratio P/E de aproximadamente 1,3. La morfología de estos granos permite relacionarlos con el género *Rhus*. En As Pontes se han identificado de manera puntual cinco ejemplares en los niveles L-3, F-2, E-2, A-3 y  $\beta$ -5.

Familia **Rutaceae** Juss. 1789

Género ***Rutacearumpollenites*** Nagy 1969

*Rutacearumpollenites komloensis* Nagy 1969

Lám. 22, figs. 1-2

1969 – *Rutacearumpollenites komloensis* Nagy, p. 411, lám. 48, figs. 15–46.

Grano de polen tetracolporado, probablemente prolato-esferoidal; longitud del eje ecuatorial: 20  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje polar incierta; colpos estrechos que no alcanzan la zona polar, con un ligero engrosamiento de la exina en sus márgenes; índice de área polar: 0,35; poros lalongados, de 3,2  $\mu\text{m}$  de diámetro ecuatorial; grosor de la exina: 1,1  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina microrreticulada; *muri* bajo, de aproximadamente 0,5  $\mu\text{m}$ ; lúmenes del retículo de 0,5  $\mu\text{m}$  de longitud máxima.

*R. komloensis* fue descrita en materiales del Mioceno Medio (Helvetiense) de Hungría (Nagy, 1969), donde aparece de forma escasa. No ha vuelto a ser identificada en el Cenozoico europeo hasta que se ha hallado en As Pontes. Morfológicamente se puede relacionar con los granos tetracolporados y subesferoidales de algunos géneros de la familia Rutaceae como *Poncirus* Raf. Hemos identificado un único ejemplar en el nivel εφ-3.

*Rutacearumpollenites pteleoides* Stuchlik en Stuchlik *et al.*, 2014

Lám. 22, figs. 3-4

2014 – *Rutacearumpollenites pteleoides* Stuchlik; Stuchlik *et al.*, p. 83, lám. 61, figs. 10–11.

Granos de polen tricolporados, subprolotos, de contorno elíptico y con *apocolpium* apuntado en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 24,1–27,7 μm; longitud del eje ecuatorial: 16,5–20,5 μm; ratio P/E: 1,3–1,4; colpos estrechos que se aproximan a la zona polar, paralelos al contorno del grano en vista ecuatorial; poros lalongados de hasta 7 μm de diámetro ecuatorial; grosor de la exina: 1,5 μm; superficie de la exina microrreticulada; *muri* de 1 μm de altura; lúmenes del retículo de hasta 0,7 μm de longitud.

*R. pteleoides* es una especie rara en el Cenozoico europeo, que fue descrita en el Mioceno Medio de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2014). Se ha señalado su relación con el género *Ptelea* L., que habita zonas tropicales y templadas de Norteamérica. Hemos identificado dos ejemplares en el nivel A-8.

*Rutacearumpollenites rutaceoides* Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło en

Stuchlik *et al.*, 2014

Lám. 22, figs. 5, 10

2014 – *Rutacearumpollenites rutaceoides* Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło; Stuchlik *et al.*, p. 83, lám. 61, figs. 1–9, 12.

Granos de polen tricolporados, subprolotos, de contorno elíptico y con *apocolpium* anchamente redondeado en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 19–23 μm; longitud del eje ecuatorial: 16–17,5 μm; ratio P/E: 1,14–1,33; colpos estrechos, paralelos al contorno del grano en vista ecuatorial, que no alcanzan la zona polar; poros lalongados de hasta 6 μm de diámetro ecuatorial; grosor de la exina: 1,5 μm; superficie de la exina microrreticulada; *muri* de 1 μm de altura; lúmenes del retículo de aproximadamente 0,5 μm de longitud.

Esta especie es muy poco común en el Cenozoico europeo. Fue descrita en materiales del Mioceno Medio de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2014). Los autores mencionados consideran que también ha sido identificada en el Mioceno de Eslovaquia y Estados Unidos (Ziemińska-Tworzydło, 1974; Planderová, 1990; Kohlman-Adamska, 1993; Traverse, 1994), pero con otras denominaciones. En As Pontes hemos contabilizado tres ejemplares en los niveles J-5, A-4 y A-7.

*Rutacearumpollenites* sp. 1

Lám. 22, figs. 6-9

Granos de polen tricolporados, prolatos, de contorno elíptico y con *apocolpium* redondeado en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 16–20,5  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 11,5–15,5  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,3–1,4; colpos paralelos al contorno del grano en vista ecuatorial, que se aproximan a la zona polar, pero no la alcanzan; presencia de un característico engrosamiento de la exina en los márgenes de los colpos que se hace mayor a medida que se acerca a los poros, en los cuales se interrumpe bruscamente resultando el contorno de estos bien definido; poros lalongados de hasta 5  $\mu\text{m}$  de diámetro ecuatorial; espesor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada; lúmenes del retículo redondeados, de 0,5  $\mu\text{m}$  de longitud, de tamaño y forma uniforme en toda la superficie.

Este tipo de granos de polen es la especie de *Rutacearumpollenites* más común en As Pontes. Hemos identificado 72 especímenes distribuidos en 30 niveles, desde la base de la sección hasta la secuencia de lignitos  $\beta$ .

*Rutacearumpollenites* sp. 2

Lám. 22, figs. 23-24

Granos de polen tricolporados, prolatos o subprolatos, de contorno elíptico y *apocolpium* más o menos apuntado en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 28–40  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 20–27  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,2–1,7; colpos paralelos al contorno del grano en vista ecuatorial, que se aproximan a la zona polar, pero no la alcanzan; poros marcadamente lalongados de hasta 8  $\mu\text{m}$  de diámetro ecuatorial; grosor de la exina: 2–3  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada; muri de 1,5–2,5  $\mu\text{m}$  de altura; lúmenes del retículo poligonales alargados en diferentes direcciones, de hasta 4  $\mu\text{m}$  de longitud.

Hemos identificado siete especímenes que se distribuyen en seis niveles: H-8, F-1, DC-1, DC-2, A-6 y A $\alpha$ -2.

Género *Toddaliapollenites* Thiele-Pfeiffer 1980

*Toddaliapollenites typicus* Thiele-Pfeiffer 1980

Lám. 22, figs. 11-15, 20

1980 – *Toddaliapollenites typicus* Thiele-Pfeiffer, lám. 16, figs. 27–31.

2002 – *Toddaliapollenites typicus* Thiele-Pfeiffer; Cavagnetto, p. 177.

Granos de polen tricolporados, subprolotos o prolato-esferoidales, de contorno elíptico y con *apocolpium* apuntado en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 17,5–25  $\mu$ m; longitud del eje ecuatorial: 15–22  $\mu$ m; ratio P/E: 1,1–1,2; colpos paralelos al contorno del grano en vista ecuatorial, que se aproximan a la zona polar, pero no la alcanzan; poros marcadamente lalongados, de hasta 7  $\mu$ m de diámetro ecuatorial; grosor de la exina: 1,5–2  $\mu$ m; superficie de la exina reticulada; muri de 1–1,5  $\mu$ m de altura; lúmenes del retículo poligonales de hasta 2  $\mu$ m de longitud, alargados en direcciones diferentes.

*T. typicus* es muy poco común en el Cenozoico. Fue descrita en sedimentos miocenos de Alemania (Thiele-Pfeiffer, 1980) y no ha vuelto a ser citada hasta el momento. La autora mencionada la relacionó con el género *Toddalia* Juss., nativo de zonas tropicales de África. En el estudio cuantitativo de esta Memoria estos granos de polen han sido agrupados junto a los de *Toddaliapollenites* sp. 1 en el taxón *Toddaliapollenites* spp. debido a que la similitud de ambas especies nos ha impedido una adecuada discriminación de todos los especímenes analizados. Han aparecido 75 especímenes que han aparecido en 43 niveles distribuidos a lo largo de toda la sucesión. En concreto, hemos confirmado la presencia de *T. typicus* en los niveles J-1, I-2, H-1, E-3, A-7,  $\beta$ -3 y  $\beta$ -4.

*Toddaliapollenites* sp. 1

Lám. 22, figs. 16-19, 21-22

Granos de polen tricolporados, subprolotos o prolotos, de contorno elíptico y con *apocolpium* redondeado en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 17–24  $\mu$ m; longitud del eje ecuatorial:

13–16  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,3–1,7; colpos rectos o ligeramente arcuados, que se aproximan a la zona polar pero no la alcanzan; poros marcadamente alargados de hasta 5  $\mu\text{m}$  de diámetro ecuatorial; grosor de la exina de alrededor de 1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada; muri de 1  $\mu\text{m}$  de altura; lúmenes del retículo de hasta 4  $\mu\text{m}$  de longitud, de contorno poligonal alargado en diferentes direcciones.

Los granos de polen de este tipo no se han descrito previamente en la literatura palinológica. Como ya hemos indicado, estos granos han sido agrupados junto a los de *Toddaliapollenites typicus* Thiele-Pfeiffer en el taxón *Toddaliapollenites* spp., al que hemos atribuido 75 ejemplares en 43 niveles. Por la abundancia de este polen destacan los niveles L-2, H-8, F-1, DC-2, A $\alpha$ -1 y  $\beta$ -4.

Familia **Sapindaceae** Juss. 1789

Género *Aceripollenites* Nagy 1969

*Aceripollenites striatus* (Pflug 1959) Thiele-Pfeiffer 1980

Lám. 29, figs. 17-20

1959 – *Tricolpo-pollenites striatus* Pflug, p. 155, lám. 16, fig.3.

1980 – *Aceripollenites striatus* (Pflug) Thiele-Pfeiffer, p. 145, lám. 14, figs. 22–25.

2002 – *Aceripollenites striatus* (Pflug) Thiele-Pfeiffer; Cavagnetto, p. 175.

Granos de polen tricolpados, prolato-esferoidales o subprolotos de contorno casi circular en vista polar; longitud del eje polar: 27–37  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 22–34  $\mu\text{m}$ ; colpos anchos y profundos; índice de área polar de aproximadamente 0,15; grosor de la exina: 1,5–2  $\mu\text{m}$ , ligeramente menor cerca de los colpos; exina columelada; superficie de la exina estriada; estriaciones orientadas más o menos en la misma dirección del eje polar.

*A. striatus* ha sido citada en el Rupeliense de Bélgica (Roche & Schuler, 1976), el Chattienense de Turquía y Alemania (Akgün *et al.*, 2007; Herrman, 2007) y el Mioceno de Alemania, Eslovaquia, Polonia y España (Thiele-Pfeiffer, 1980; Planderová, 1990; Kohlman-Adamska, 1993; Worobiec *et al.*, 2012; Gaudant *et al.*, 2015). Se puede relacionar con los granos actuales del género de origen arctoterciario *Acer* L., característico de las regiones templadas del Hemisferio Norte. Hemos identificado 625 especímenes en 57 niveles a lo largo de toda la sucesión, aunque de manera más común en la mitad superior de la misma.

Género *Cupanieidites* Cookson & Pike 1954 ex Krutzsch 1959

*Cupanieidites orthoteichus* Cookson & Pike 1954 ex Potonié 1960

Lám. 16, figs. 23-24

1954 – *Cupanieidites orthoteichus* Cookson & Pike, p. 213, lám. 2, figs. 73–78.

1960 – *Cupanieidites orthoteichus* Cookson & Pike; Potonié, p. 106.

Granos de polen parasincolporados, oblatos, de contorno triangular en vista polar, con lados convexos, más raramente, rectos; longitud del eje polar: 19–23  $\mu\text{m}$ ; colpos que se unen en las caras polares dando lugar a una forma triangular de aproximadamente 6,5  $\mu\text{m}$  de lado en el *apocolpium*; poros de 1,5–2  $\mu\text{m}$  de diámetro; espesor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina microreticulada, indistinta en algunos especímenes; lúmenes del retículo casi circulares, de 0,5  $\mu\text{m}$  de longitud máxima y tamaño uniforme en toda la superficie.

No hemos encontrado ninguna cita de *C. orthoteichus* en el Cenozoico europeo. Fue descrita en sedimentos del Oligoceno del sur de Australia (Cookson & Pike, 1954; Potonié, 1960). Su rango estratigráfico es muy amplio en Australia (Eoceno-Plioceno) y Nueva Zelanda (Paleoceno-Plioceno) (Couper, 1960; Pocknall, 1982). Además, en el sur de Estados Unidos se ha identificado en el Priaboniense (Frederiksen, 1980, 1988). Cookson & Pike (1954) indicaron su similitud con diversas especies de origen paleotropical, posiblemente gondwánico: *Mischocarpus pyriformis* (F. Muell.) Radlk., *Cupaniopsis curvidens* Radlk., *Rhysotoechia bifoliata* (F. Muell.) Radlk. y *Toechema tenax* (Benth.) Radlk. Hemos contabilizado 20 especímenes distribuidos en 13 niveles, desde la base de la secuencia hasta los lignitos  $\alpha$ .

## Orden **Malvales**

Familia **Malvaceae** Juss. 1789

Género *Bombacacidites* Couper 1960

*Bombacacidites reticulatus* Krutzsch 1961

Lám. 17, figs. 11-12

1961 – *Bombacacidites reticulatus* Krutzsch, p. 315, lám. 3, fig. 53–54.

Grano de polen tricolporado, oblato, de contorno triangular, marcadamente redondeado en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 34  $\mu\text{m}$ ; colpos extremadamente cortos, difícilmente apreciables; poros circulares dotados de *endoannulus*, de 2,5  $\mu\text{m}$  de diámetro, situados en el interior del contorno ecuatorial; espesor de la exina: 2,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada; *muri* de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de altura; lúmenes del retículo poligonales, de hasta 2–3  $\mu\text{m}$  de diámetro en el centro del área polar, menores en el *mesocolpium*.

*B. reticulatus* se ha identificado en el Paleoceno del este de Estados Unidos y Alemania (McIntyre, 1965; Krutzsch, 1970a; Srivastava, 1972; Frederiksen, 1991). Presenta afinidades con el polen de distintos géneros de las subfamilias Bombacoideae y Sterculioideae. En concreto, Krutzsch (1970a) señaló similitudes con el género paleotropical *Fremontodendron* Coville 1893. En As Pontes ha aparecido un solo ejemplar en el nivel I-2.

*Bombacacidites isoreticulatus* McIntyre 1965

Lám. 17, fig. 10

1965 – *Bombacacidites isoreticulatus* McIntyre, p. 204, lám. 1, figs. 1–3.

Granos de polen tricolporados, oblatos, de contorno triangular redondeado, casi circular en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 32–40  $\mu\text{m}$ ; colpos extremadamente cortos, difícilmente apreciables; poros de 2,5–3,5  $\mu\text{m}$  de diámetro dotados de *endoannulus* y situados en el interior del contorno ecuatorial; exina de aproximadamente 2  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina reticulada; *muri* de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de altura; lúmenes del retículo poligonales, de 3–4  $\mu\text{m}$  de diámetro y tamaño más o menos uniforme en toda la superficie.

Esta especie ha sido citada exclusivamente en el Paleógeno de Nueva Zelanda (McIntyre, 1965). Al igual que la especie anterior, presenta afinidades con *Fremontodendron*, sin poderse descartar similitudes con el polen de otros géneros de las subfamilias Bombacoideae y Sterculioideae. Hemos identificado dos especímenes en los niveles  $\beta$ -10 y  $\beta$ -12.

Género *Intratiporopollenites* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

*Intratropopollenites polonicus* Mai 1961

Lám. 17, figs. 8-9

1961 – *Intratropopollenites polonicus* Mai, p. 66, lám. 11, figs. 28, 29, 33.

Granos de polen tricolporados, oblatos, de contorno casi circular en vista polar, ocasionalmente triangular redondeado; longitud del eje ecuatorial: 22–26  $\mu\text{m}$ ; colpos extremadamente cortos, difícilmente apreciables; poros situados en el interior del contorno ecuatorial, de 1,5–3  $\mu\text{m}$  de diámetro, no prominentes y dotados de *endoannulus* de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de anchura; exina de unas 1,5  $\mu\text{m}$  de espesor; superficie de la exina microrreticulada; *muri* de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de altura; lúmenes del retículo de diferentes formas y tamaños, de hasta 1  $\mu\text{m}$  de diámetro.

Esta especie fue descrita en sedimentos del Plioceno de Alemania (Mai, 1961). Es muy similar a *Intratropopollenites microreticulatus* Mai, de la que tan solo se diferencia por su menor tamaño. Se ha citado fundamentalmente en el Neógeno, concretamente en Hungría y Polonia (Nagy, 1969, 1985; Stuchlik *et al.*, 2014). Se puede relacionar de manera general con las subfamilias Brownlowioideae y Tilioideae, pero se desconoce su filiación. Hemos identificado 77 especímenes, siempre de manera puntual, distribuidos en 41 niveles a lo largo de toda la sucesión.

Género *Reevesiapollis* Krutzsch 1970

*Reevesiapollis arslanensis* (Nakoman 1968) Krutzsch 2004

Lám. 17, figs. 1-2

1968 – *Porocolpopollenites arslanensis* Nakoman, p. 540, figs. 15–17.

2004 – *Reevesiapollis arslanensis* (Nakoman) Krutzsch, p. 112, figs. 2, 10.

Granos de polen tetracolporados de contorno redondeado en vista polar; longitud del eje ecuatorial de aproximadamente 28  $\mu\text{m}$ ; colpos extremadamente cortos, a menudo difícilmente apreciables; poros con *endoannulus* estrecho, también discernibles con dificultad; espesor de la exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada; *muri* de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de longitud; lúmenes de hasta 1,8  $\mu\text{m}$  de diámetro en el área polar, algo menores hacia el contorno ecuatorial.



Esta especie ha sido identificada en el Rupeliense de Bélgica (Roche & Schuler, 1976) y Mioceno de Polonia, Hungría y Alemania (Stuchlik, 1964; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Nagy, 1985; Ashraf & Mosbrugger, 1996). Se puede relacionar con los granos del género paleotropical *Reevesia* Lindl., que está integrado por árboles y arbustos de regiones tropicales y subtropicales del este y sudeste asiático, desde el Himalaya hasta Java. En As Pontes, los granos de polen de esta especie se han contabilizado junto a los de *Reevesiapollis triangulus* debido a la dificultad que existe para diferenciarlos. Se han identificado 42 especímenes de ambas especies en 17 niveles distribuidos desde el J-1 hasta la secuencia de lignitos δ, aunque de manera más continua se encuentran a partir del F-1. Concretamente, hemos podido constatar la presencia de *R. arslanensis* en el F-3.

*Reevesiapollis reticulatus* (Couper 1960) Krutzsch 1970

Lám. 17, figs. 6-7

1960 – *Polycolpites reticulatus* Couper, p. 63, lám. 10, fig. 6–7.

1970 – *Reevesiapollis reticulatus* (Couper) Krutzsch, p. 377.

Granos de polen pentacolporados o hexacolporados de contorno redondeado, casi circular, en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 15–19 µm; colpos extremadamente cortos, a menudo difícilmente apreciables; exina de aproximadamente 1 µm de grosor; superficie de la exina reticulada en el *apocolpium*; *muri* de menos de 0,5 µm de longitud; lúmenes como máximo de 1 µm de diámetro en el *apocolpium*, que disminuyen su tamaño hacia el contorno ecuatorial, desapareciendo a la vista del microscopio óptico; superficie de la exina en el contorno ecuatorial escábrida.

Esta especie, que es rara en el Cenozoico, fue identificada por primera vez en sedimentos del Mioceno Superior–Plioceno en Nueva Zelanda (Couper, 1960). Este autor indicó que su presencia en los sedimentos por él estudiados era esporádica. Los granos de polen atribuibles a esta especie también pueden relacionarse con el género *Reevesia*. Se han identificado 91 ejemplares que aparecen puntualmente en 39 niveles, desde la base de la sucesión hasta el techo de la misma.

*Reevesiapollis triangulus* (Mamczar 1960) Krutzsch 1970

Lám. 17, figs. 3-5

1960 – *Pollenites triangulus* Mamczar, pp. 57, 220, lám. 14, fig. 202.

1970 – *Reevesiapollis triangulus* (Mamczar) Krutzsch, p. 374, lám. 5, figs. 27–30, 33, 34; lám. 6, figs. 1–3, 7–10, 19–31; lám. 7, figs. 4–7, 12, 13, 20, 21, 27–30, 35–38; lám. 8, figs. 16–17.

2002 – *Reevesiapollis triangulus* (Mamczar) Krutzsch; Cavagnetto, p. 173.

Granos de polen tetracolporados, raramente tricolporados o pentacolporados de contorno redondeado en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 18–22  $\mu\text{m}$ ; colpos extremadamente cortos, a menudo difícilmente apreciables; poros con *endoannulus* estrecho; exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina reticulada; *muri* de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de longitud; lúmenes de hasta 1,5  $\mu\text{m}$  de diámetro, de forma poligonal, más o menos homogéneos en toda la superficie del grano de polen.

*R. triangulus* se ha encontrado en el Oligoceno de Alemania (Krutzsch, 1970c) y en el Mioceno de Hungría, Polonia, República Checa, Bulgaria y China (Nagy, 1985; Piwocki & Ziemińska-Tworzydło, 1997; Doláková, 2004; Ivanov, 2004; Wang, 2006; Worobiec, 2009). Como hemos indicado anteriormente, los granos de polen de esta especie se han considerado conjuntamente con los de *R. arslanensis*. Concretamente, la presencia de *R. triangulus* ha podido ser confirmada en los niveles F-2, F-3, E-2, E-4, E-5, D-2, A-8 y  $\beta$ -4.

## Fábricas

Orden **Malpighiales** Mart 1835

Familia **Cistaceae** Juss. 1789

Género *Cistacearumpollenites* Nagy 1969

*Cistacearumpollenites rotundus* Nagy 1969

Lám. 28, figs. 25-26

1969 – *Cistacearumpollenites rotundus* Nagy, p. 434, lám. 48, figs. 3–4.

Granos de polen tricolporados, subprolato; longitud del eje polar: 35–40  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 29–31  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E de aproximadamente 1,2; colpos estrechos, paralelos al contorno del grano en vista ecuatorial, que se acercan a las zonas polares sin llegar a ellas; poros circulares de 4  $\mu\text{m}$  de diámetro; espesor de la exina: 2–2,5  $\mu\text{m}$ ; exina reticulada;

retículo simplibaculado formado por *pilum* unidos en su parte distal; lúmenes del retículo de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de longitud.

*C. rotundus* es una especie que se ha citado muy poco en el Cenozoico. Fue descrita en materiales del Mioceno Medio de Hungría (Nagy, 1969). Hemos contabilizado 44 ejemplares en 26 niveles, desde la secuencia de lignitos H hasta el techo de la sucesión.

Familia **Euphorbiaceae** Juss, 1789

Género ***Psilatricolporites*** Van der Hammen 1956

*Psilatricolporites* cf. *operculatus* Van der Hammen & Wijmstra 1964

Lám. 17, figs. 25-26

1964 – *Psilatricolporites operculatus* Van der Hammen & Wijmstra, p. 236, lám. 1, fig. 13. Granos de polen tricolporados, subesferoidales; eje ecuatorial de unas 30  $\mu\text{m}$  de longitud; índice del área polar: 0,26; colpos estrechos, que no se unen en las zonas polares, sin engrosamientos de la exina en sus márgenes, conspicuamente operculados y terminados de forma apuntada; exina de aproximadamente 1,4  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina psilada o ligeramente granulada.

En la descripción de esta especie a partir de ejemplares oligocenos y miocenos de Guyana, Van der Hammen & Wymstra (1964) incluyeron granos con colpos de menor longitud que los descritos en esta Memoria. *P. operculatus* ha sido usualmente identificada en el Terciario y Cuaternario en estudios llevados a cabo en latitudes tropicales de Sudamérica, África y el Sudeste asiático (Germeraad *et al.*, 1968). En regiones templadas, se ha citado en el Priaboniense y Rupeliense de la Cuenca de París (Châteauneuf, 1980), donde se han hallado especímenes semejantes a los aquí estudiados. Esta especie presenta características afines al género paleotropical *Alchornea* Sw., que presenta una distribución pantropical. Únicamente se han identificado dos especímenes en los niveles I-4 y H-8.

Género ***Retitricolporites*** Van der Hammen 1956

*Retitricolporites cf. irregularis* Van der Hammen & Wymstra 1964

Lám. 21, fig. 27

1964 – *Retitricolporites irregularis* Van der Hammen & Wymstra, p. 235, lám. 3, figs. 9–10.

Granos de polen tricolporados, subprolotos; ratio P/E de aproximadamente 1,2; longitud del eje polar, incluyendo la altura de los muri: 21–26  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial, incluyendo la altura de los muri: 25–32  $\mu\text{m}$ ; colpos largos, ligeramente curvados, de una gran profundidad y un fuerte engrosamiento de la exina en los márgenes; área polar reducida; poros redondeados, de 3–4  $\mu\text{m}$  de diámetro; exina de 3–4  $\mu\text{m}$  de grosor; ornamentación reticulada; retículo simplibaculado con muri curvados de 3–4  $\mu\text{m}$  de altura; lúmenes del retículo de diámetro variable desde 2 a 4  $\mu\text{m}$  de un espécimen a otro.

Los ejemplares de As Pontes han sido incluidos con duda en esta especie debido a la variación en cuanto a la longitud de los colpos, el engrosamiento de la exina en los mismos y el tamaño de los lúmenes del retículo. *R. irregularis* fue definida en sedimentos del Oligoceno de Guyana (Van der Hammen & Wymstra, 1964). Posteriormente, se identificaron especímenes atribuibles a ésta en otras regiones del Mar Caribe y en latitudes tropicales de la costa atlántica africana, desde el Eoceno inferior hasta el Pleistoceno (Germeraad *et al.*, 1968). Los granos de polen de *R. irregularis* son semejantes a los actuales del género paleotropical *Amanoa* Aubl. Éste engloba árboles y arbustos que habitan bosques tropicales de África y Sudamérica. Hemos identificado siete especímenes en cinco niveles de la mitad inferior de la sucesión: J-1, I-4, E-1, A-6 y A-7.

Género *Scabratricolporites* Van der Hammen 1956

*Scabratricolporites sapiimimus* Châteauneuf 1980

Lám. 21, figs. 9-12

1980 – *Scabratricolporites sapiimimus* Châteauneuf, p. 120, lám. 14, figs. 20–22.

Granos de polen tricolporados, prolotos; longitud del eje polar: 30–35  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 20–25  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E=1,4–1,5; colpos rectos, paralelos, largos, que se acercan a la zona polar aunque no llegan a alcanzarla, con un engrosamiento de la exina en sus márgenes, especialmente en la zona de los poros; poros lalongados, de 6,5  $\mu\text{m}$  de longitud

máxima, que dan al polen una apariencia zonorada; grosor de la exina: 1,5–2,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina microreticulada; lúmenes del retículo redondeados, de aproximadamente 0,7  $\mu\text{m}$  de diámetro y tamaño uniforme en toda la superficie.

*S. sapiimimus* fue descrita en el Bartonense de la Cuenca de París (Châteauneuf, 1980). Posteriormente, no ha vuelto a ser mencionada en la literatura palinológica. Los especímenes descritos por Durska en Stuchlik *et al.* (2014) como *Tricolporopollenites marginatus* son similares a la especie que nos ocupa, por lo que su asignación taxonómica debe ser reconsiderada en el futuro. Presenta una gran similitud con el polen del género paleotropical *Sapium* Jacq., que habita zonas tropicales de Sudamérica y África (Hawthorne & Jongkind, 2006). Esta especie se describió como microfoveolada, pero realmente posee una reticulación muy fina, similar a la de los especímenes de As Pontes (Châteauneuf, 1980; lám. 14, figs. 20–22). En la actualidad, existen especies de *Sapium* con granos de superficies baculadas o psiladas como *S. glandulosum* (L.) Morong (Weng *et al.*, 2006), y microreticuladas (caso de los ejemplares de As Pontes), como *S. jenmanii* Hemsl., del norte de Sudamérica (Leal, 2011). Hemos identificado 20 especímenes en 18 niveles: J-1, G-2, E-2, E-4, D-2, DC-1, C-B, B-1, A-4, A-5, A-6, A-7, A-8, A $\alpha$ -2, A $\alpha$ -3,  $\beta$ -2,  $\beta$ -3 y  $\beta$ -5.

Familia **Salicaceae** Mirb. 1815

Género ***Salixipollenites*** Srivastava 1967

*Salixipollenites capreaformis* Planderová 1990

Lám. 28, figs. 13-15

1990 – *Salixipollenites capreaformis* Planderová, p. 80, lám. 78, figs. 5–8.

Granos de polen tricolporados, prolatos, de contorno elíptico en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 22–25  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 16–19  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E=1,33–1,43; colpos largos y estrechos, sin engrosamiento de la exina en sus márgenes, que se acercan a la zona polar; índice del área polar reducido; poros indistintos, tan solo detectables por la presencia de genículos en algunos especímenes; espesor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada; lúmenes del retículo poligonales, de hasta 1,5  $\mu\text{m}$  de longitud, que disminuyen su tamaño hacia los colpos.

*S. capreaformis* fue descrita en sedimentos del Mioceno de Eslovaquia (Planderová, 1990). Ha sido identificada en el Mioceno de Polonia y Alemania (Stuchlik, 1964; Thiele-Pfeiffer, 1980; Worobiec, 2009). Se puede relacionar con algunas especies del género *Arctoterciario Salix* L., característico de regiones boreales y templadas del Hemisferio Norte. Concretamente, tiene un gran parecido con los granos de *S. caprea* L., *S. viminalis* L. y *S. fragilis* L. (Stuchlik *et al.*, 2014). En As Pontes se han identificado cinco especímenes en cinco niveles en la mitad superior de la sucesión: C-B,  $\beta$ -7,  $\beta$ -9,  $\phi$ -3 y  $\phi$ -5.

#### *Salixipollenites densibaculatus* Nagy 1969

1969 – *Salixipollenites densibaculatus* Nagy, p. 479, lám. 55, figs. 3–5.

2002 – *Salixipollenites densibaculatus* Nagy; Cavagnetto, p. 175.

Grano de polen tricolporado y prolato; longitud del eje polar: 20  $\mu$ m; longitud del eje ecuatorial: 13  $\mu$ m; ratio P/E=1,53; colpos largos y estrechos, sin engrosamiento de la exina en sus márgenes, que se acercan a la zona polar; índice de área polar reducido; poros difíciles de apreciar; grosor de la exina: 1  $\mu$ m; superficie de la exina reticulada; lúmenes del retículo poligonales, de alrededor de 1  $\mu$ m de longitud, que disminuyen su tamaño hacia los colpos.

Esta especie se ha encontrado raramente en el Cenozoico. Fue descrita en el Tortonense de Hungría (Nagy, 1969) y, posteriormente, citada en otras edades del Mioceno de Hungría y Polonia (Nagy, 1985; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994). Se puede relacionar con el género *Salix*. En As Pontes ha aparecido un único ejemplar en el nivel E-1.

### Orden Celastrales

#### Familia Celastraceae R. Br. 1814

##### Tipo *Maytenus*

Lám. 19, figs. 30-31

Grano de polen tricolporado, subprolato; longitud del eje polar: 25  $\mu$ m; longitud del eje ecuatorial: 21,5  $\mu$ m; ratio P/E: 1,16; colpos de aproximadamente 8,2  $\mu$ m, rectos, con extremos apuntados que no alcanzan la zona polar y engrosamientos de la exina en sus

márgenes que aumentan hacia la zona de los poros; poros marcadamente lalongados, de 7,3 µm de diámetro meridional; grosor de la exina de unas 2,5 µm; superficie de la exina reticulada; *muri* de casi 2 µm de altura; lúmenes del retículo poligonales de alrededor de 1 µm de longitud y tamaño uniforme en toda la superficie.

Este grano de polen presenta similitud con el de algunas especies del género actual *Maytenus* Molina (Weng *et al.*, 2006), cuyas especies presentan una distribución pantropical, aunque se extienden a latitudes más septentrionales llegando a habitar zonas costeras de la Península Ibérica como Alicante, Murcia, Almería, Granada y Málaga (López González, 2002). En particular, el espécimen identificado en As Pontes se asemeja a la especie americana *Maytenus cassineformis* Reissek (Weng *et al.*, 2006). Ha sido encontrado en el nivel A-8.

Orden **Fabales** Bromhead 1838

Familia **Fabaceae** Lindl. 1836 (Subfamilia **Faboideae** Rudd 1968)

Género *Tricolporopollenites* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

*Tricolporopollenites fallax* (Potonié 1934) Krutzsch en Krutzsch, Pchalek & Spiegler 1960

Lám. 24, figs. 27-28

1934 – *Pollenites fallax* Potonié, p. 70, lám. 3, fig. 10.

1960 – *Tricolporopollenites fallax* (Potonié) Krutzsch; Krutzsch *et al.*, p. 140.

Granos de polen tricolporados, prolatos; en vista ecuatorial polos con forma redondeada; longitud del eje polar de aproximadamente 14 µm; longitud del eje ecuatorial de aproximadamente 8 µm; ratio P/E = 1,75; colpos largos, más o menos rectos, estrechos y paralelos al eje polar que no se unen en la zona polar; área polar reducida; exina de menos de 1 µm de grosor; superficie de la exina psilada.

Debido a su similitud con *T. liblarensis*, a menudo ambas especies se han citado en el Cenozoico europeo como un mismo taxón. Esta especie ha sido encontrada en el Eoceno y Mioceno de Alemania y Polonia (Thomson & Pflug, 1953; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Worobiec & Szulc, 2010; Worobiec, 2014b). Se puede relacionar con algunos géneros actuales de origen plurirregional de la subfamilia Faboideae (familia Fabaceae),

ampliamente distribuida en todo el mundo excepto en latitudes boreales. En esta Memoria, los granos de *T. fallax* se han agrupado en los estudios numéricos con los de *T. liblarensis* y *T. quisqualis* debido a sus similitudes morfológicas y a que todas ellas se pueden atribuir a la familia Fabaceae. De esta manera, han sido asignados 78 especímenes al complejo *T. fallax-liblarensis-quisqualis*, que se ha identificado en doce niveles de la sucesión: J-1, J-6, I-5, H-4, H-8, H-9, C-2, A $\alpha$ -1, A $\alpha$ -2, A $\alpha$ -3,  $\beta$ -7 y  $\varphi$ -3.

*Tricolporopollenites liblarensis* (Thomson en Potonié, Thomson & Thiergart 1950)

Hochuli 1978

Lám. 24, figs. 29-30

1950 – *Pollenites liblarensis* Thomson; Potonié *et al.*, p. 55, lám. B, figs. 26–27.

1978 – *Tricolporopollenites liblarensis* Thomson & Pflug; Hochuli, p. 82, lám. 12, fig. 5.

2002 – *Tricolporopollenites liblarensis* (Thomson) Thomson & Pflug; Cavagnetto, p. 175.

Granos de polen tricolporados, prolatos; *apocolpium* con forma redondeada en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 17–20  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 8–11  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E = 1,5–1,7; colpos largos y estrechos, más o menos rectos, paralelos al eje polar o ligeramente curvados y paralelos al contorno del grano de polen, que no se fusionan en la zona polar; área polar reducida; poros ligeramente visibles en algunos especímenes, con forma alargada en la misma dirección que el eje polar; exina de aproximadamente de 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina psilada, o fina e indistintamente ornamentada.

Esta especie, común en el Terciario de Europa, ha sido identificada en el Paleógeno de Hungría, Polonia y Francia (Grabowska, 1974; Kedves, 1978; Ollivier-Pierre, 1980), Paleoceno (Thanetiense) de Bélgica (Kratzsch & Vanhoorne, 1977), Oligoceno de Alemania y Turquía (Pross *et al.*, 2001; Akkiraz *et al.*, 2011) y Mioceno de Alemania, Hungría y Turquía (Thiele-Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985; Akgün *et al.*, 2007).

*Tricolporopollenites quisqualis* (Potonié 1934) Kratzsch 1954

Lám. 24, figs. 31-32

1934 – *Pollenites quisqualis* Potonié, p. 70, lám. 3, figs. 13–14.

1954 – *Tricolporopollenites quisqualis* (Potonié) Kratzsch, p. 284.

Granos de polen tricolporados; prolatos; en vista ecuatorial contorno paralelo al eje polar cóncavo; longitud del eje polar: 17–18  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 8–10  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E



= 1,5–1,7; colpos largos, estrechos, rectos y paralelos al eje polar, que no se unen en la zona polar; área polar reducida; poros ligeramente visibles en algunos especímenes, con forma alargada en la misma dirección que el eje polar; exina de aproximadamente de 1,5 µm de grosor, en la que son diferenciables la nexina y sexina, siendo la última columelada y alrededor de 1,5 veces más gruesa; superficie de la exina psilada o fina e indistintamente ornamentada.

Esta especie que es escasa en el Cenozoico europeo, únicamente se había encontrado en el Eoceno de Alemania (Potonié, 1960) y Mioceno de Polonia (Kohlman-Adamska, 1993; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994).

Familia **Fabaceae** Lindl. 1836 (Subfamilia **Mimosoideae** DC. 1825)

Género ***Polyadopollenites*** Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

*Polyadopollenites* aff. *pflugii* Cavagnetto & Guinet 1994

Lám. 32, fig. 8

1994 – *Polyadopollenites pflugii* Cavagnetto & Guinet, p. 328, lám. 1, figs. 1–2.

Poliada formada por unos 16 granos de polen con forma redondeada, en la que ocho de ellos ocupan la zona central (esférica) y los ocho restantes se distribuyen alrededor, en un mismo plano; longitud aproximada: 31 µm; superficie de la exina prácticamente psilada.

*P. pflugii* fue descrita en el Rupeliense de la Cuenca del Ebro (Cavagnetto & Guinet, 1994). Es muy similar a *P. multipartitus* Pflug en Thomson & Pflug, identificada en materiales del límite Eoceno–Oligoceno de Alemania (Thomson & Pflug, 1953), de la que se diferencia por su menor tamaño. Cavagnetto & Guinet (1994) la relacionaron con especies africanas tropicales y subtropicales del género *Acacia* Mill. Hemos identificado un único espécimen, incompleto por la pérdida de granos, en el nivel G-2.

Orden **Rosales** Perleb 1826

Familia **Cannabaceae** Martinov 1820

Género ***Celtipollenites*** Nagy 1969

*Celtipollenites* cf. *intrastructurus* (Krutzsch & Vanhoorne 1977) Thiele-Pfeiffer 1980

Lám. 30, figs. 22-23

1977 – *Subtriporopollenites intrastructurus* Krutzsch & Vanhoorne, p. 58, lám. 23, figs. 8–19.

1980 – *Celtipollenites intrastructurus* Thiele-Pfeiffer, p. 130, lám. 8, figs. 32–34.

Granos de polen triporados de contorno circular o prácticamente circular; longitud del diámetro ecuatorial: 20–27  $\mu\text{m}$ ; poros circulares de hasta 3,2  $\mu\text{m}$  de diámetro, situados ligeramente por debajo del contorno ecuatorial; poros rodeados de un ligero engrosamiento de la exina que da lugar a un *annulus* estrecho y poco conspicuo; exina de hasta 1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina claramente granulada.

Thiele-Pfeiffer (1980) transfirió la especie *Subtriporopollenites intrastructurus* Krutzsch & Vanhoorne 1977 al género *Celtipollenites*. Sin embargo, los especímenes descritos por el primer autor tenían más de tres poros, mientras que los de los segundos eran exclusivamente triporados. Por lo demás, las características morfológicas de los ejemplares estudiados por los autores citados son las mismas. Se ha optado por aceptar la combinación de Thiele-Pfeiffer e incluirlos en el género *Celtipollenites* debido a la relación de estas formas fósiles con los granos de polen del género *Celtis* L., como demuestra un estudio de microscopía electrónica realizado por Stuchlik *et al.* (2014). Los granos estudiados son de tamaño ligeramente inferior a los de *C. intrastructurus* y todos ellos triporados, razón por la cual se han atribuido con reservas a la citada especie.

*C. intrastructurus*, poco común en el Cenozoico del Hemisferio Norte, ha sido citada en el Thanetiense de Bélgica (Krutzsch & Vanhoorne, 1977), Ypresiense de Dinamarca (Willumsen, 2004), Eoceno Medio de California y Alemania (Frederiksen *et al.*, 1983; Lenz *et al.*, 2011; Riegel *et al.*, 2015) y Mioceno de Alemania y Polonia (Thiele-Pfeiffer, 1980; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994). En particular, muestra un gran parecido con los granos de la especie paleotropical *Celtis pallida* Thorr., que habita regiones subtropicales de México. En total, se han contabilizado once especímenes en diez niveles: I-2, I-4, I-5, H-4, F-4, D-2, A-1,  $\alpha$ -2,  $\delta$ -6 y  $\phi$ -3.

*Celtipollenites* cf. *komloensis* Nagy 1969

Lám. 30, figs. 24-25

1969 – *Celtipollenites komlóensis* Nagy, p. 456, lám. 43, figs. 3, 7.

Granos de polen triporados o tetraporados de contorno redondeado, casi circular; longitud del diámetro ecuatorial: 20–29  $\mu\text{m}$ ; poros circulares situados en el contorno ecuatorial (en algunas ocasiones uno de estos se localiza ligeramente por debajo del citado contorno); ectexina ligeramente engrosada en los poros formando un *annulus* de hasta 2  $\mu\text{m}$  de grosor; espesor de la exina de hasta 2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina escábrida, en algunos especímenes, ligeramente averrugada.

La descripción original de *C. komloensis* incluye granos de polen pantoporados, de hasta cinco poros, y tamaño superior al de los especímenes de As Pontes (30–35  $\mu\text{m}$ ). En nuestros ejemplares, los poros se encuentran siempre en el contorno ecuatorial o muy cerca de él. Esta especie que siempre es poco común, se ha encontrado en sedimentos miocenos de Hungría y Polonia (Nagy, 1969, 1985; Kohlman-Adamska, 1993; Kedves, 2000; Worobiec, 2009). Presenta una gran afinidad con los granos de polen de la especie arctoterciaria *Celtis occidentalis* L., que habita regiones templadas de Norteamérica. Hemos hallado 91 especímenes en 44 niveles que se distribuyen a lo largo de toda la secuencia.

*Celtipollenites* sp. 1

Lám. 30, figs. 26-27

Granos de polen triporados, de contorno triangular redondeado; longitud del diámetro ecuatorial: 21–23  $\mu\text{m}$ ; poros circulares situados en el contorno ecuatorial, ocasionalmente, alguno de ellos se dispone subecuatorialmente; poros de aproximadamente 4,5  $\mu\text{m}$  de diámetro; ectexina ligeramente engrosada en los poros dando lugar a un *annulus* estrecho; exina de hasta 1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina psilada o ligeramente escábrida.

Los especímenes atribuidos a esta especie presentan cierta similitud con *Triporopollenites? inversus* Krutzsch & Vanhoorne 1977 (Pág. 41; lám. 23, figs. 24–28), del Thanetiense de Bélgica, que se caracteriza por el gran tamaño de sus poros. Se han identificado cuatro ejemplares en los niveles G-1, A $\alpha$ -2 y  $\epsilon\phi$ -3, que se pueden relacionar de manera general con el género *Celtis*.

Familia **Rosaceae** Juss. 1789

Género *Tricolporopollenites* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

*Tricolporopollenites rosacearum* Durska en Stuchlik *et al.* 2014

Lám. 28, figs. 1-4

2014 – *Tricolporopollenites rosacearum* Durska; Stuchlik *et al.*, p. 53, lám. 30, figs. 1–3, 6.

Granos de polen tricolporados, subprolotos; ratio P/E: 1,3–1,5; longitud del eje polar de aproximadamente 25  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 16–19  $\mu\text{m}$ ; colpos largos, con un ligero engrosamiento de la exina en sus márgenes, que no llegan a unirse en las zonas polares y están dispuestos de manera paralela al eje polar, a veces ligeramente curvados y paralelos al contorno del grano de polen; poros difícilmente visibles en algunos especímenes, de unas 3,5  $\mu\text{m}$  de diámetro; exina columelada de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; sexina 1,2–1,3 veces más gruesa que la nexina; ornamentación estriada, con estrías que discurren de forma más o menos paralela al eje polar, especialmente en la zona ecuatorial.

*T. rosacearum* ha sido descrita en sedimentos neógenos de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2014). Estos granos de polen son similares a los de algunos géneros actuales de origen arctoterciario de la familia Rosaceae, como *Rosa* L. que incluye arbustos que habitan zonas templadas del Hemisferio Norte. En As Pontes se han identificado de manera puntual 17 especímenes en once niveles, desde la secuencia de lignitos J hasta la parte más superior de la sucesión.

Rosaceae gen. et sp. indet. 1

Lám. 28, figs. 5-8

Granos de polen tricolporados, prolotos o subprolotos; longitud del eje polar: 23–31  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 17–23  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,2–1,3; en vista ecuatorial colpos más o menos rectos hasta la altura de los poros, en donde se doblan. Los colpos no alcanzan la zona polar. Poros indistintos, aunque su presencia se puede inferir por el cambio en el patrón de la forma de los colpos en el ecuador del grano; grosor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina escábrida o casi psilada.

Kmenta & Zetter (2013) identificaron granos de polen muy similares a los especímenes de As Pontes con una superficie estriada que se observa con microscopía electrónica. Esto les

permitió relacionarlos de manera general con la familia Rosaceae. Hemos contabilizado 28 especímenes que se distribuyen por 18 niveles, prácticamente a lo largo de toda la secuencia.

Rosaceae gen. et sp. indet. 2

Lám. 28, figs. 9-10

Granos de polen tricolporados, prolato-esferoidales o subprolotos; longitud del eje polar: 17–20  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 12,5–16  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,0–1,3; en vista ecuatorial, colpos paralelos al contorno del grano doblados a la altura de los poros. Los colpos se aproximan, pero no llegan a la zona polar. Poros indistintos, aunque su presencia se puede inferir por el característico cambio de patrón en la forma de los colpos en el ecuador del grano; grosor de la exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina escábrida.

Este tipo de granos de polen que se pueden relacionar de forma general con la familia Rosaceae, no ha sido previamente descrito. Hemos identificado 38 especímenes, que se han hallado en 19 niveles, desde la secuencia de lignitos H a la  $\epsilon$ .

Familia **Urticaceae** Juss. 1789

Género ***Triporopollenites*** Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

*Triporopollenites urticoides* Nagy 1969

Lám. 29, figs. 28-31

1969 – *Triporopollenites urticoides* Nagy, p. 453, lám. 51, figs. 11–12.

2002 – *Triporopollenites urticoides* Nagy; Cavagnetto, p. 171.

Granos de polen triporados, excepcionalmente tetraporados, esferoidales de contorno circular; diámetro de 12–16  $\mu\text{m}$ ; poros circulares, de 1,2–1,8  $\mu\text{m}$  de diámetro, situados en el contorno ecuatorial; grosor de la exina: 0,5–0,7  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina psilada.

Esta especie se encuentra raramente en el Cenozoico europeo. Fue descrita en de materiales del Mioceno Superior de Hungría (Nagy, 1969), habiendo sido citada en el Mioceno de Polonia (Ziemińska-Tworzydło, 1974). Presenta una morfología que la relaciona con el género cosmopolita *Urtica* L. Hemos contabilizado 49 especímenes, distribuidos en 27 niveles desde la secuencia de lignitos I hasta el techo de la sucesión.

Familia **Elaeagnaceae** Juss. 1789

Género ***Slovakipollis*** Krutzsch 1962

*Slovakipollis čechoviči* (Pacltová 1958) Krutzsch 1962

Lám. 15, figs. 27-28

1958 – *Porocolpopollenites čechoviči* Pacltová, p. 296, lám. 12, figs. 5–6.

1962 – *Slovakipollis čechoviči* (Pacltová) Krutzsch, 272, lám. 4, figs. 24–27.

Granos de polen tricolporados, oblato-esferoidales; contorno triangular con la zona interapertural claramente convexa en vista polar; longitud del eje ecuatorial de 30–32  $\mu\text{m}$ ; colpos largos y estrechos que no llegan a unirse en los polos; área polar muy reducida; poros ligeramente prominentes; *fastigium* de aproximadamente 2–3  $\mu\text{m}$  de diámetro; superficie de la exina escábrida o granulada.

La prominencia de los poros, así como la forma triangular con zonas interaperturales poco convexas acercan algunos de nuestros ejemplares a los de la especie *Slovakipollis elaeagnoides*. Sin embargo, las diferencias entre ambas especies son imprecisas y se encuentran granos de polen con características transicionales. Por esta razón se las ha considerado el mismo tipo polínico.

En el Cenozoico europeo esta especie ha sido citada de materiales del Oligoceno de Alemania (Krutzsch, 1962c) y el Mioceno de Hungría y Polonia (Nagy, 1985; Kohlman-Adamska, 1993). Se pueden atribuir al género de origen plurirregional *Elaeagnus* L., el cual incluye pequeños árboles y arbustos que habitan en el sur de la región central de Asia, este de Asia, norte de Australia y Norteamérica. En As Pontes se han identificado de forma puntual once especímenes en seis niveles: C-B, A-1, A-3, A-4, A-8 y A $\alpha$ -3.

*Slovakipollis hippophaëoides* Krutzsch 1962

Lám. 15, figs. 29-30

1962 – *Slovakipollis hippophaëoides* Krutzsch, p. 273, lám. 4, figs. 1–15.

2002 – *Slovakipollis hippophaëoides* Krutzsch; Cavagnetto, p. 173.

Granos de polen tricolporados, oblato-esferoidales; contorno triangular con la zona interapertural ligeramente convexa en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 20–25 µm; colpos largos y estrechos que no llegan a unirse en los polos; área polar reducida; poros prominentes, en los que la nexina se separa de la sexina para dar lugar a un *fastigium* de hasta 5 µm de profundidad; exina de 1,5–2 µm de grosor; superficie de la exina escábrida.

*S. hippophaëoides* fue descrita en sedimentos del Chattense de Alemania (Kruttsch, 1962c). Ha sido citada en el Eoceno de Colorado (Wingate & Nichols, 2001), en el Oligoceno de Polonia, Francia y Turquía (Stuchlik, 1964; Gorin, 1975; Châteauneuf, 1980; Châteauneuf & Nury, 1995; Akkiraz & Akgün, 2005; Akkiraz *et al.*, 2011) y en el Mioceno de Hungría (Nagy, 1969, 1985). Se puede relacionar con el género arctoterciario *Hippophaë* L., al cual pertenecen tres especies de pequeños árboles que habitan en Europa y el oeste de Asia. En As Pontes se han identificado, siempre de forma puntual, 104 especímenes en 38 niveles. Aparece constantemente desde la base de la serie hasta la secuencia de lignitos β.

Familia **Rhamnaceae** Juss. 1789

Género ***Rhamnaceapollenites*** Thiele-Pfeiffer 1980

*Rhamnaceapollenites triquetrus* Thiele-Pfeiffer 1980

Lám. 25, figs. 7-13

1980 – *Rhamnaceapollenites triquetrus* Thiele-Pfeiffer, p. 134, lám. 9, figs. 13–17.

2002 – *Rhamnaceapollenites triquetrus* Thiele-Pfeiffer; Cavagnetto, p. 177, lám. 11, figs. 19–21.

Granos de polen tricolporados, de oblato-esferoidales a subprolotos; ratio P/E = 1,0–1,2; contorno triangular en vista polar, con la zona interapertural plana o ligeramente convexa; longitud del eje polar: 16–19 µm; longitud del eje ecuatorial: 14–20 µm; colpos largos y estrechos que no llegan a unirse en los polos, dispuestos paralelamente al contorno del grano de polen y curvados en la zona ecuatorial; poros ligeramente alargados en la dirección del eje ecuatorial. En algunos ejemplares, en vista ecuatorial, puede apreciarse un ligero engrosamiento de la exina alrededor del poro formando cuatro bandas de exina separadas entre sí y visibles al microscopio óptico como cuatro zonas oscurecidas alrededor de los poros. Exina de aproximadamente 1 µm de grosor; ornamentación reticulada, más raramente

casi lisa; muri del retículo de poco relieve, de menos de 1  $\mu\text{m}$  de altura; lúmenes del retículo redondeados, de hasta 1  $\mu\text{m}$  de diámetro máximo que se alcanza en la zona ecuatorial.

El género *Rhamnaceaepollenites* fue descrito en sedimentos miocenos de Alemania (Thiele-Pfeiffer, 1980). Este presenta similitud con *Latipollis*, que fue descrito por Krutzsch (1959b) y que presenta cuatro especies que tienen tamaño y características de colpos y poros muy parecidos a los especímenes estudiados en As Pontes. A pesar de que el género *Latipollis* fue publicado previamente, en este trabajo se ha considerado más descriptivo y útil el género *Rhamnaceaepollenites*, ya que hace referencia a la afinidad botánica de las especies fósiles que agrupa. Los especímenes descritos en esta memoria son ligeramente más prolatos que las especies descritas tanto por Krutzsch como por Thiele-Pfeiffer. Además, esta especie ha sido citada en el Mioceno de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2014). De forma general, presenta una morfología similar a la de los granos de polen de algunos géneros de origen plurirregional como *Rhamnus* L. y *Frangula* Mill. Ambos incluyen arbustos o pequeños árboles que habitan regiones subtropicales y templadas del Hemisferio Norte. Se han identificado, siempre de manera puntual, 34 especímenes en 19 niveles a lo largo de toda la sucesión, aunque fundamentalmente están concentrados a partir de la secuencia de lignitos F hasta la  $\gamma$ .

Familia **Ulmaceae** Mirb. 1815

Género ***Ulmipollenites*** Wolff 1934 emend. Srivastava 1969

*Ulmipollenites maculosus* Nagy 1969

Lám. 30, fig. 17

1969 – *Ulmipollenites maculosus* Nagy, p. 455, lám. 52, figs. 1–2.

Granos de polen pentazonoporados de contorno poligonal redondeado, casi circular en algunos casos; eje ecuatorial de aproximadamente 39  $\mu\text{m}$  de longitud; ectoporo de diámetro ligeramente superior al endoporo; ectexina engrosada en los poros que da lugar a un *annulus*; exina de aproximadamente 2  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina marcadamente rugulada.

Esta especie se ha identificado en sedimentos miocenos de Hungría y Polonia (Nagy, 1969; Kohlman-Adamska, 1993; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Worobiec, 2009). Presenta



una gran similitud con los granos de polen actuales del género arctoterciario *Ulmus* L., que integra especies arbóreas que habitan latitudes templadas del Hemisferio Norte. En esta Memoria, los granos de polen de *U. maculosus* se han agrupado en los estudios numéricos junto a los de *U. undulosus*, ya que ambos taxones se diferencian tan solo ligeramente por su tamaño y, en la práctica, muchas veces resulta complicado discernir este aspecto al microscopio óptico. En total, se han contabilizado 213 especímenes de ambas especies, siendo *U. undulosus* la que se ha encontrado mayoritariamente. Aparecen en 47 niveles a lo largo de toda la sucesión.

*Ulmipollenites stillatus* Nagy 1969

Lám. 30, figs. 20-21

1969 – *Ulmipollenites stillatus* Nagy, p. 455, lám. 51, figs. 13, 16.

2002 – *Ulmipollenites stellatus* Nagy; Cavagnetto, p. 173.

Granos de polen pentazonoporados o tetrazonoporados de contorno poligonal redondeado (cuadrangular en caso de tener cuatro poros), a menudo, casi circular; longitud del eje ecuatorial: 22–30  $\mu\text{m}$ ; ectexina ligeramente engrosada en los poros, que da lugar a un *annulus* poco conspicuo; espesor de la exina: 1–2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina principalmente averrugada; elementos esculturales de forma y tamaño variables, de hasta 2  $\mu\text{m}$  de anchura en la base y menos de 1  $\mu\text{m}$  de longitud.

*U. stillatus* es un taxón común en el Neógeno europeo, habiendo sido identificado en sedimentos miocenos de Hungría, Alemania y Polonia (Nagy, 1969; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Thiele-Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985; Worobiec & Szulc, 2010). Como en el caso de la especie anterior, también se puede relacionar con el género *Ulmus*. Se han identificado 1.255 especímenes en todos los niveles estudiados, excepto en A-1 y  $\delta$ - $\epsilon$ .

*Ulmipollenites tricostatus* (Anderson 1960) Frederiksen 1980

Lám. 30, figs. 18-19

1960 – *Ulmoidipites tricostatus* Anderson, p. 20, lám. 4, figs. 9–11; lám. 6, figs. 4–5; lám. 7, fig. 8; lám. 8, figs. 8–9.

1980 – *Ulmipollenites tricostatus* (Anderson) Frederiksen, p. 156, lám. 1, fig. 41.

Granos de polen triporados; oblatos de contorno triangular y zona interapertural ligeramente convexa; diámetro ecuatorial de unas 21  $\mu\text{m}$ ; poros en posición ecuatorial, algo hundidos y

con anillo; exina de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; exina plegada formando un arco en la zona interapertural; nexina más gruesa que la sexina; ornamentación averrugada; verrugas de diferente forma y tamaño distribuidas irregularmente sobre la superficie del grano de polen.

Recientemente Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło en Stuchlik *et al.* (2009) han descrito la especie *Pteroceltipollis pteroceltoides*, muy similar a *U. tricostatus*. Ésta última fue descrita en sedimentos de Nuevo México, en los que aparecía a partir del Cretácico Superior y durante todo el Paleoceno (Anderson, 1959). Fundamentalmente se ha citado en Norteamérica. Pocknall (1987) y (Zetter *et al.*, 2011) la señalan en estratos del Paleoceno Superior–Eoceno Inferior de Wyoming y Dakota respectivamente; Frederiksen *et al.* (1983) en materiales del Eoceno Medio de California y (Frederiksen, 1988) en el Eoceno y Rupeliense de la costa este de Estados Unidos. En Europa se ha encontrado en el Eoceno de París (Kedves, 1997). *P. pteroceltoides* fue descrita en sedimentos del Oligoceno–Mioceno Medio de Polonia. Las descripciones de ambas especies hacen pensar que los autores están haciendo referencia a la misma forma fósil y, por lo tanto, en este estudio se ha aplicado el criterio de preferencia a la especie *U. tricostatus* al ser la más antigua, y se ha considerado a la especie *P. pteroceltoides* como sinónima. Estos granos de polen son similares a los actuales del género arctoterciario *Pteroceltis* Maxim., que habita el norte de China y Mongolia. En As Pontes se ha identificado un único espécimen en el nivel C-5.

#### *Ulmipollenites undulosus* Wolff 1934

Lám. 30, fig. 17

1934 – *Ulmipollenites undulosus* Wolff, p. 75, lám. 5, fig. 25.

2002 – *Ulmipollenites undulosus* Wolff; Cavagnetto, p. 173.

Granos de polen pentazonoporados, ocasionalmente tetrazonoporados, de contorno poligonal más o menos redondeado (cuadrangular en caso de tener cuatro poros); longitud del eje ecuatorial: 24–33  $\mu\text{m}$ ; endoporo de diámetro igual o mayor que el ectoporo; ectexina engrosada en los poros, que da lugar a un *annulus*; grosor de la exina: 1,5–2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina marcadamente rugulada.

Esta especie que es muy común en el Cenozoico del Hemisferio Norte, ha sido identificada en sedimentos del Paleoceno de Dakota del Norte (Zetter *et al.*, 2011), Eoceno de Alaska, Mississippi, Alabama y Georgia (Frederiksen, 1988; Frederiksen *et al.*, 2002), Oligoceno de

Alemania y Hungría (Thomson & Pflug, 1953; Kedves, 1974; Herrman, 2007) y Mioceno de Polonia, Hungría, Alemania, Turquía y España (Stuchlik, 1964; Nagy, 1969, 1985; Ashraf & Mosbrugger, 1996; Kohlman-Adamska *et al.*, 2004; Słodkowska, 2009; Yavuz-Işik & Demirci, 2009; Gaudant *et al.*, 2015). Como hemos indicado anteriormente, los granos de polen de esta especie se han agrupado junto a los de *U. maculosus*.

Género *Zelkovaepollenites* Nagy 1969

*Zelkovaepollenites thiergartii* Nagy 1969

Lám. 30, figs. 10-12

1969 – *Zelkovaepollenites thiergartii* Nagy, p. 457, lám. 51, figs. 14–15.

2002 – *Zelkovaepollenites thiergartii* Nagy; Cavagnetto, p. lám. 7, figs. 19–20.

Granos de polen tetrazonoporados de contorno cuadrangular redondeado, a veces, casi circular; longitud del eje ecuatorial: 20–33  $\mu\text{m}$ ; ectexina engrosada en los poros que da lugar a un *annulus*; presencia de un *arcus* que conecta los poros; exina de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de espesor; superficie de la exina marcadamente rugulada.

Esta especie aparece siempre de forma poco común en sedimentos neógenos. Ha sido citada en el Mioceno de Hungría y Alemania (Nagy, 1969; Thiele-Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985). Es morfológicamente similar a los granos de polen actuales del género arcoterciario *Zelkova* Spach., que incluye especies arbóreas distribuidas en zonas templadas de Asia y la región Mediterránea. Se han identificado puntualmente 22 especímenes en 18 niveles, a partir del I-3 hasta el  $\delta$ -2.

Orden **Fagales** Engl. 1892

Familia **Betulaceae** Gray 1822

Género *Alnipollenites* Potonié 1931

*Alnipollenites metaplasmus* (Potonié 1931) Potonié 1960

Lám. 14, fig. 25

1931 – *Pollenites metaplasmus* Potonié, p. 4, fig. 21.

1960 – *Alnipollenites metaplasmus* (Potonié) Potonié, p. 130,

Granos de polen pentazonoporados; contorno poligonal con zonas interaperturales rectas en vista polar; longitud del diámetro ecuatorial: 20–22  $\mu\text{m}$ ; poros ligeramente prominentes, vestibulados; *arcus* presente, aunque poco conspicuo entre los poros; exina de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina psilada o ligeramente granulada.

*A. metaplasmus* es una especie común en el Neógeno de Europa. En concreto, ha sido identificada en numerosas localidades del Mioceno en Alemania, Hungría y Polonia (Potonié, 1960; Stuchlik, 1964; Nagy, 1985; Kohlman-Adamska, 1993; Ashraf & Mosbrugger, 1996). También lo ha sido en el Mioceno Inferior del este de China (Wang, 2006). Estos granos de polen son morfológicamente similares a los de algunas especies del género arcoterciario *Alnus* Mill., como *A. crispa* Ait. y *A. rubra* Bong., que habitan zonas templadas de los Estados Unidos. La especie que nos ocupa se ha contabilizado en los cálculos numéricos de esta Memoria junto a *Alnipollenites verus*. En total, se han identificado 74 especímenes de ambas especies, siempre de manera puntual, que se distribuyen en 43 niveles desde el G-F hasta el techo de la sucesión. Está ausente en la mitad inferior de la serie estratigráfica.

#### *Alnipollenites verus* (Potonié 1931) Potonié 1931

Lám. 14, fig. 26

1931 – *Pollenites verus* Potonié, p. 332, lám. 2, fig. 40.

1931 – *Alnipollenites verus* (Potonié) Potonié, p. 4, fig. 18.

2002 – *Alnipollenites verus* Potonié; Cavagnetto, p. 173.

Granos de polen pentazonoporados, menos comúnmente, tetrazonoporados o hexazonoporados; contorno poligonal (cuadrado en el caso de tener cuatro poros) con zonas interaperturales rectas o ligeramente convexas en vista polar; longitud del diámetro ecuatorial en los especímenes de 5–6 poros: 22–29  $\mu\text{m}$ , siendo ligeramente menor en los de 4; poros ligeramente prominentes (más que en *A. metaplasmus*) y vestibulados; *arcus* conspicuo formado por una banda engrosada de la capa externa de la exina con forma curvada que conecta cada uno de los poros; exina de aproximadamente 2  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina ligeramente granulada.

Esta especie que es muy corriente en sedimentos cenozoicos, ha sido identificada en materiales del Paleoceno de Alaska y norte de Dakota (Daly *et al.*, 2011; Zetter *et al.*, 2011),

Eoceno de la Cuenca de París y del Mississippi (Châteauneuf, 1980; Frederiksen, 1980), Oligoceno de Eslovenia y Alemania (Bruch, 1998; Herrman, 2007) y Mioceno de Alemania, Polonia, Hungría, España, República Checa, Bulgaria y sur de China (Potonié, 1960; Stuchlik, 1964; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Thiele-Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985; Barrón, 1996; Doláková, 2004; Ivanov *et al.*, 2007b; Słodkowska, 2009; Yao *et al.*, 2011). Es morfológicamente similar a los granos de polen de algunas especies del género *Alnus*, como *A. glutinosa* (L.) Gaertn., *A. hirsuta* Turcz., *A. incana* (L.) Moench., *A. rugosa* (Du Roi) Spreng. y *A. tenuifolia* Nutt., que viven en zonas templadas del Hemisferio Norte (Stuchlik *et al.*, 2009). Los granos de polen de *A. verus* se han contabilizado junto con los de *A. metaplasmus* (ver especie anterior).

Género ***Betulaepollenites*** Potonié 1934 ex Potonié 1960 emend. Grabowska & Ważyńska 2009

*Betulaepollenites microexcelsus* (Potonié 1931) Potonié 1934 ex Potonié 1960

Lám. 14, figs. 18-19

1931 – *Pollenites microexcelsus* Potonié, p. 3, fig. 8.

1934 – *Betulaepollenites microexcelsus* Potonié, p. 58, lám. 2, figs. 22, 27.

1960 – *Betulaepollenites microexcelsus* (Potonié) Potonié, p. 115.

Granos de polen triporados, de contorno triangular y zonas interaperturales convexas en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 20–22 µm; poros vestibulados, ligeramente prominentes, con *labrum* poco conspicuo; vestíbulo de unas 4,5 µm de longitud; exina de aproximadamente 1 µm de espesor; presencia de un *arcus* dispuesto cerca del contorno ecuatorial que conecta los poros; superficie de la exina psilada o ligeramente granulada.

*B. microexcelsus* ha sido citada en el Paleógeno de Hungría (Kedves, 1974) y en el Mioceno de Alemania y Polonia (Potonié, 1960; Stuchlik *et al.*, 2007), siendo poco común en el Cenozoico europeo. Presenta gran semejanza con los granos de polen del género arctoterciario *Betula* L., que incluye especies arbóreas (excepcionalmente arbustivas) de regiones templadas y boreales del Hemisferio Norte. En los estudios numéricos de esta Tesis, esta especie se ha identificado junto a *Trivestibulopollenites betuloides*, ya que a menudo es difícil diferenciarlas si los ejemplares no se encuentran en perfectas condiciones de preservación. En total, se han identificado, siempre puntualmente, 77 especímenes de ambos

taxones que se han hallado en 36 niveles, a partir del H-7 hasta el techo de la sucesión, faltando en la parte más basal de la misma.

Género *Trivestibulopollenites* Pflug en Thomson & Pflug 1953

*Trivestibulopollenites betuloides* Pflug en Thomson & Pflug 1953

Lám. 14, figs. 16-17

1953 – *Trivestibulopollenites betuloides* Pflug; Thomson & Pflug, p. 85, lám. 9, figs. 25–34.  
2002 – *Betulaepollenites betuloides* (Pflug) Nagy; Cavagnetto, p. 172, lám. 7, fig. 4.

Granos de polen triporados de contorno triangular y zonas interaperturales convexas en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 22–25  $\mu\text{m}$ ; poros prominentes y vestibulados; longitud del vestíbulo: 1–2  $\mu\text{m}$ ; espesor de la exina: 1,5–2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina psilada o ligeramente granulada.

Esta especie, común en el Cenozoico europeo, ha sido citada en el Eoceno de Alemania y de la Cuenca de París (Thomson & Pflug, 1953; Châteauneuf, 1980) y en el Mioceno de Polonia y Hungría (Stuchlik, 1964; Nagy, 1969; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Stuchlik *et al.*, 2007). Como en el caso de la especie anterior, también puede relacionarse con el género *Betula*. Este taxón se ha considerado conjuntamente con *B. microexcelsus* en los estudios numéricos que se presentan en esta Memoria.

Género *Carpinipites* Srivastava 1966

*Carpinipites carpinoides* (Pflug en Thomson & Pflug 1953) Nagy 1985

Lám. 14, fig. 24

1953 – *Polyporopollenites carpinoides* Pflug; Thomson & Pflug, p. 92, lám. 10, figs. 79–84.  
1985 – *Carpinipites carpinoides* (Pflug en Thomson & Pflug), Nagy, p. 198, lám. 112, figs. 9–14.  
2002 – *Carpinuspollenites carpinoides* (Pflug) Nagy; Cavagnetto, p. 172, lám. 7, fig. 10.

Granos de polen tetrazonoporados, de contorno ecuatorial redondeado, casi circular; longitud del eje ecuatorial: 26–32  $\mu\text{m}$ ; poros ligeramente prominentes con *labrum* de hasta 1,5  $\mu\text{m}$  de longitud; presencia de *atrio* en los poros; diámetro del ectoporo: 1,5–2,5  $\mu\text{m}$ ;

diámetro del endoporo: 3–5,5  $\mu\text{m}$ ; exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de grosor; ectexina ligeramente engrosada en los poros; superficie de la exina psilada.

Ha sido identificada de forma común en sedimentos del Oligoceno de la Cuenca de París, Alemania y Turquía (Châteauneuf, 1980; Herrman, 2007; Akgün *et al.*, 2013) y del Mioceno de Polonia, Hungría, Alemania y Turquía (Stuchlik, 1964; Nagy, 1969; Thiele-Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985; Piwocki & Ziemińska-Tworzydło, 1997; Worobiec & Gedl, 2010; Kayseri-Özer *et al.*, 2014). La morfología de esta especie permite relacionarla con género arctoterciario *Carpinus* L., al que pertenecen especies arbóreas que habitan regiones templadas y subtropicales del Hemisferio Norte. En As Pontes se han identificado ocho especímenes en seis niveles: DC-3, B-1, A-1, A $\alpha$ -2, A $\alpha$ -1 y  $\beta$ -2.

Género *Ostryoipollenites* Potonié 1951 ex Potonié 1960

*Ostryoipollenites rhenanus* Thomson en Potonié, Thomson & Thiergart 1950 ex Potonié

1960

Lám. 14, figs. 20-21

1950 – *Pollenites granifer rhenanus* Thomson; Potonié *et al.*, p. 52, lám. B, figs. 9–10.

1960 – *Ostryoipollenites rhenanus* Thomson en Potonié, Thomson & Thiergart; Potonié, p. 116.

2002 – *Ostryapollenites rhenanus* (Thomson) Nagy; Cavagnetto, p. 172, lám. 7, figs. 14–16.

Granos de polen triporados de contorno casi circular; longitud del eje ecuatorial: 20–24  $\mu\text{m}$ ; poros ligeramente prominentes con *labrum* de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de longitud, en los que el endoporo a menudo es ligeramente mayor que el ectoporo, dando lugar a un *atrio* poco conspicuo; grosor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; ectexina engrosada en el ectoporo; endexina a veces ligeramente separada de la ectexina en el poro, sin llegar a formar nunca un verdadero vestíbulo; superficie de la exina ligeramente granulada, casi psilada en algunos ejemplares.

Esta especie se ha registrado de forma escasa en el Mioceno, especialmente en Alemania, Polonia y Hungría (Potonié, 1960; Stuchlik, 1964; Nagy, 1969, 1985; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Worobiec, 2009). Es similar a los granos de polen de los géneros arctoterciarios *Ostrya* Scop. y *Ostryopsis* Decne., que están integrados por árboles caducifolios que habitan regiones templadas del sur de Europa, este de Asia y Norteamérica.

En los estudios numéricos de esta Tesis, los ejemplares de este taxón se han considerado conjuntamente con los de las dos formas que se describen a continuación, dentro del taxón *Ostryoipollenites* spp. En total, se han identificado 180 especímenes que se han hallado en 43 niveles a partir de G-1 hasta el techo de la sucesión, apareciendo siempre de forma puntual, excepto en  $\beta$ -2 y  $\beta$ -3 en los que llegan a ser comunes. En particular, *O. rhenanus* está presente en los niveles E-2, DC-3, A-7, A-8,  $\beta$ -2,  $\delta$ -5 y  $\phi$ -5.

*Ostryoipollenites* sp. 1

Lám. 14, fig. 22

Granos de polen triporados de contorno triangular, con zonas interaperturales convexas o casi circulares; longitud del eje ecuatorial: 22–24  $\mu$ m; poros ligeramente prominentes con *labrum* de 1–1,5  $\mu$ m de longitud; endoporo a menudo ligeramente mayor que el ectoporo, dando lugar a un *atrio* poco conspicuo; grosor de la exina: 1–1,5  $\mu$ m; ectexina ligeramente ensanchada en el ectoporo; en el poro, endexina a veces separada ligeramente de la ectexina, sin llegar a formar nunca un vestíbulo; superficie de la exina ligeramente granulada, casi psilada en algunos especímenes; presencia en una de las caras del grano de un engrosamiento de la exina que da lugar a una estructura que sigue el contorno ecuatorial del grano de polen. Esta estructura, al igual que un *arcus*, es curvada y conecta cada uno de los poros, pero en lugar de hacerlo directamente como en *Alnipollenites verus*, lo hace realizando una doble curva, terminando una ellas en el contorno ecuatorial, en la parte media entre cada uno de los poros. Cuando la estructura similar al *arcus* se encuentra bien preservada, tiene forma hexagonal con lados cóncavos.

En As Pontes se ha encontrado en los niveles DC-1, A-7, A-8, A $\alpha$ -2,  $\beta$ -6,  $\gamma$ -1 y  $\phi$ -5 (ver *O. rhenanus*).

*Ostryoipollenites* sp. 2

Lám. 14, fig. 23

Granos de polen triporados de contorno casi circular. Sus características morfológicas son muy similares a las de *O. rhenanus*. Los granos de polen atribuidos a esta especie se caracterizan por la presencia en una de sus caras de una estructura en forma de anillo, formada por un relieve en la exina. Esta estructura tiene aproximadamente 10  $\mu$ m de



diámetro. Una estructura parecida ha sido descrita en la especie *Betulaepollenites collinis* Grabowska & Ważyńska 2009. Los ejemplares de As Pontes no son vestibulados y, por tanto, no pueden ser atribuidos al género *Betulaepollenites*.

Esta especie se ha hallado únicamente en el nivel  $\beta$ -2 (ver *O. rhenanus*).

Género ***Triporopollenites*** Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

*Triporopollenites coryloides* Pflug en Thomson & Pflug 1953

Lám. 14, figs. 10-11

1953 – *Triporopollenites coryloides* Pflug; Thomson & Pflug, p. 84, lám. 9, figs. 20–24.

2002 – *Triporopollenites coryloides* Pflug; Cavagnetto, p. 171, lám. 6, figs. 18–19.

Granos de polen triporados de contorno triangular y zonas interaperturales convexas; longitud del eje ecuatorial: 21–29  $\mu\text{m}$ ; poros circulares de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de diámetro; espesor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; ectexina ligeramente engrosada en los poros, confiriéndoles una ligera prominencia menor de 1  $\mu\text{m}$ ; endexina ligeramente engrosada en los poros; ausencia de vestíbulo y *atrio* al no encontrarse separadas las capas de la exina; endoporo y ectoporo del mismo diámetro; superficie de la exina psilada o ligeramente granulada.

Esta especie ha sido citada en materiales del Eoceno de Alemania (Thomson & Pflug, 1953), el Oligoceno de Eslovenia, Francia y Alemania (Schuler, 1990; Bruch, 1998; Herrman, 2007) y el Mioceno de Polonia, Hungría y Dinamarca (Stuchlik, 1964; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Nagy, 1985; Kohlman-Adamska, 1993; Larsson *et al.*, 2006). Fuera de Europa también ha sido identificada en el Paleoceno de Alaska y norte de Dakota (Daly *et al.*, 2011; Zetter *et al.*, 2011). Es similar a los granos de polen del género arctoterciario *Corylus* L., al que pertenecen especies caducifolias arbóreas y arbustivas que habitan regiones templadas del Hemisferio Norte. Se han identificado 42 especímenes en 25 niveles, desde el J-4 hasta el  $\epsilon\phi$ -2. Concretamente, su presencia es usual en la secuencia de lignitos A.

Familia **Fagaceae** Dumort. 1829

Género *Quercoidites* Potonié, Thomson & Thiergart 1950 ex Potonié 1960

*Quercoidites microhenrici* (Potonié 1931) Potonié, Thomson & Thiergart 1950 ex Potonié 1960

Lám. 27, figs. 15-17

1931 – *Pollenites microhenrici* Potonié, p. 26, lám. 1, fig. V19c.

1950 – *Quercoidites microhenrici* Potonié; Potonié *et al.*, p. 55, lám. B, figs. 24-25; lám. C, fig. 22.

1960 – *Quercoidites* (al. *Pollenites*) *microhenrici* (Potonié) Potonié, Thomson & Thiergart; Potonié, p. 93, lám. 6, fig. 94.

2002 – *Tricolpopollenites microhenrici* (Potonié) Thomson & Pflug; Cavagnetto, p. 175.

Granos de polen tricolporoidados y prolatos; longitud del eje polar: 20–30  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 10–16  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E=2; colpos largos, estrechos, rectos, paralelos al eje polar, sin engrosamientos de la exina en sus márgenes, que alcanzan la región polar en vista ecuatorial; poroides indistintos, nunca claramente visibles, tan sólo interpretados en vista ecuatorial como zonas de adelgazamiento o de separación entre capas de la exina a la altura de la mitad de la longitud de los colpos; grosor de la exina de unas 2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina escábrida.

*Q. microhenrici* ha sido profusamente citado en la literatura del Cenozoico del Hemisferio Norte. A veces, se ha identificado como *Quercoidites henrici* (Potonié) Potonié, Thomson & Thiergart ex Potonié, del que se diferencia por su menor tamaño. Aparece en sedimentos del Eoceno de Mississippi y Alabama (Frederiksen, 1980), Oligoceno de Polonia, Eslovenia y Alemania (Grabowska, 1965; Bruch, 1998; Bruch & Mosbrugger, 2002; Herrman, 2007) y Mioceno de Alemania, Hungría, Polonia, España, Dinamarca y China (Potonié, 1931; Nagy, 1969; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Thiele-Pfeiffer, 1980; Barrón, 1996; Larsson *et al.*, 2006; Wang, 2006). Estos granos de polen presentan similitud con los del género actual de origen plurirregional *Quercus* L. Se han identificado 3.756 especímenes, que se encuentran en 88 niveles a lo largo de toda la sección. Es abundante o común en L-4, K-4, I-5, H-1, H-4, H-5, H-8, H-G y gran parte de las secuencias E, D, C, A,  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$ ,  $\epsilon$  y  $\varphi$ .

Género *Quercopollenites* Nagy 1969

*Quercopollenites granulatus* Nagy 1969

Lám. 27, figs. 20-21

1969 – *Quercopollenites granulatus* Nagy, p. 465, lám. 52, fig. 21.

2002 – *Quercopollenites granulatus* Nagy; Cavagnetto, p. 175.

Granos de polen tricolporoidados, de prolato-esferoidales a prolatos; longitud del eje polar: 23–28  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 18–20  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E=1–1,55; colpos rectos que se acercan a la zona polar pero que no llegan a alcanzarla, con un engrosamiento de la exina en sus márgenes; poroides o zonas de adelgazamiento de la exina, lalongados, tan solo visibles como áreas con color ligeramente más claro en las zonas en las que el colpo se estrecha; grosor de la exina: 1,5-2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina escábrida o granulada.

Esta especie fue descrita en margas arcillosas del Pannoniense (Mioceno Superior) de Hungría (Nagy, 1969). Posteriormente, se ha identificado en el Oligoceno de Eslovenia (Bruch, 1998) y, más comúnmente, en materiales neógenos de Polonia (Kohlman-Adamska, 1993; Słodkowska, 2009; Worobiec, 2009). Ha sido relacionada con las especies arctoterciarias *Quercus petrea* (Matt.) Liebl. y *Q. conferta* Kit. (Stuchlik *et al.*, 2014), que habitan zonas templadas de Europa. Se han hallado 86 ejemplares, que aparecen puntualmente en 13 niveles: K-4, F-3, C-5, B-1, A-1, A-3, A-4, A-6, A-7, A-8,  $\beta$ -3,  $\beta$ -6 y  $\beta$ -8.

*Quercopollenites rubroides* Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło en Stuchlik *et al.* 2014

Lám.26, fig. 30

2014 – *Quercopollenites rubroides* Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło; Stuchlik *et al.*, p. 67, lám. 43, figs. 1–8.

Granos de polen tricolporados y prolatos; longitud del eje polar: 30–32  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 17–19  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E=1,68–1,76; colpos rectos, paralelos, que se acercan a la zona polar pero que no llegan a alcanzarla, con un ligero engrosamiento de la exina en sus márgenes; poros lalongados, de 4–5  $\mu\text{m}$  de diámetro máximo; grosor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina escábrida.

*Q. rubroides* ha sido descrita en sedimentos del Mioceno Medio de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2014). Granos de polen de esta especie habían sido identificados previamente como “*Quercus*” en el Neógeno de Polonia (Kohlman-Adamska, 1993; Ziemińska-Tworzydło *et*

al., 1994). Estos autores han sugerido afinidades con la especie de origen arcoterciario *Q. rubra* L., que habita regiones templadas de Norteamérica. En As Pontes han aparecido 95 especímenes distribuidos, siempre de forma puntual, en ocho niveles: F-2, C-5, B-1, A-1, A-3, A-4, A-8 y  $\beta$ -3.

Género *Cupuliferoipollenites* Potonié 1951 ex Potonié 1960

*Cupuliferoipollenites oviformis* (Potonié 1934) Potonié 1951 ex Potonié 1960

Lám. 27, figs. 11-14

1934 – *Pollenites oviformis* Potonié, p. 95, lám. 5, fig. 27.

1951 – *Cupuliferoipollenites oviformis* (Potonié) Potonié, lám. 20, figs. 70–71.

1960 – *Cupuliferoipollenites oviformis* (Potonié) Potonié; Potonié, p. 98.

2002 – *Psilatricolporites cingulum oviformis* (Potonié) Ollivier-Pierre; Cavagnetto, p. 176.

Granos de polen tricolporados, prolatos, con contorno elíptico en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 13–20  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 8–13  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E=1,58–2; colpos rectos, largos y estrechos, con un ligero engrosamiento de la exina en sus márgenes; poros casi circulares, de 1,6–3,3  $\mu\text{m}$  de diámetro; grosor de la exina: 1,5–2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina psilada o finamente escábrida.

Esta especie es muy común en el Cenozoico del Hemisferio Norte. Ha sido identificada en el Paleoceno del sur de Estados Unidos (Jardine, 2011), el Eoceno de Alemania, Francia y Turquía (Potonié, 1931; Thomson & Pflug, 1953; Schuler, 1990; Akgün *et al.*, 2002), el Oligoceno de Polonia, Turquía y Alemania (Grabowska, 1965; Akgün *et al.*, 2007; Herrman, 2007; Akkiraz *et al.*, 2011), y el Mioceno de Polonia, Hungría, Dinamarca y España (Ziemińska-Tworzydło, 1974; Nagy, 1985; Słodkowska, 2009; Gaudant *et al.*, 2015). Por sus características morfológicas, *C. oviformis* se puede relacionar con el polen de algunos géneros actuales de la subfamilia Castaneoideae como *Castanea* Mill., *Castanopsis* (D. Don) Spach y *Lithocarpus* Bl. Los tres presentan especies que habitan en regiones templadas, subtropicales y tropicales del Hemisferio Norte. En As Pontes se han identificado 1.409 especímenes repartidos en 84 niveles a lo largo de toda la secuencia. Concretamente, es abundante o común en los niveles J-3, I-5, H-3, H-6, H-8, H-9, E-1, A $\alpha$ -1, A $\alpha$ -2,  $\beta$ -2,  $\beta$ -3,  $\beta$ - $\gamma$ ,  $\delta$ -7,  $\phi$ -4,  $\phi$ -5 y gran parte de las secuencias G, F, D, C y A.

Género *Tricolporopollenites* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

*Tricolporopollenites dolium* (Potonié 1931) Thomson & Pflug 1953

Lám. 27, figs. 8-10

1931 – *Pollenites dolium* Potonié, p. 26, lám. 1, fig. V38a.

1953 – *Tricolporopollenites dolium* (Potonié) Thomson & Pflug, p. 98, lám. 12, figs. 112–117.

2002 – *Scabratricolporites cylindricus* Roche & Schuler; Cavagnetto, p. 176, lám. 10, fig. 24.

Granos de polen tricolporados, prolatos, de contorno elíptico en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 22–32  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 15–23  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E=1,26–1,46; colpos rectos que no alcanzan las zonas polares, paralelos a lo largo de toda su longitud, con engrosamientos de la exina en sus márgenes, especialmente en la zona de los poros; poros ligeramente lalongados, de hasta 5,5  $\mu\text{m}$  de diámetro máximo; grosor de la exina: 1,5–2,2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina escábrida o granulada, ocasionalmente averrugada.

Esta especie ha sido comúnmente citada en el Cenozoico centroeuropeo, aunque a menudo se identificó con el nombre de alguna de las múltiples especies de polen de fagáceas del registro fósil, como *Cupuliferoidapollenites pusillus* o *Tricolporopollenites villensis*. Aparece en el Eoceno de Alemania (Thomson & Pflug, 1953), Oligoceno de Polonia (Grabowska, 1965) y Mioceno de Alemania y Polonia (Potonié, 1931, 1960; Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło, 2000; Stuchlik *et al.*, 2007). El estudio de su exina al microscopio electrónico ha permitido relacionarlo con la subfamilia Fagoideae (Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło, 2000). En As Pontes se han identificado 4.506 ejemplares distribuidos en 94 niveles a lo largo de toda la sucesión. Tan solo falta en los niveles  $\beta$ -8,  $\beta$ -9,  $\beta$ -12,  $\delta$ -1,  $\delta$ -2,  $\delta$ -6 y  $\varphi$ -1. Es abundante o común en algunos tramos de todas las secuencias, excepto en B y  $\gamma$ .

*Tricolporopollenites villensis* (Thomson en Potonié, Thomson & Thiergart 1950) Thomson & Pflug 1953

Lám. 27, figs. 1-7

1950 – *Pollenites cingulum villensis* Thomson; Potonié *et al.*, p. 55, lám. B, figs. 28–29.

1953 – *Tricolporopollenites villensis* (Thomson en Potonié, Thomson & Thiergart) Thomson & Pflug, p. 99, lám. 12, figs. 5–14.

2002 – *Psilatricolporites cingulum* (Potonié) Roche & Schuler *fuscus* (Potonié) Roche & Schuler; Cavagnetto, p. 176.

2002 – *Tricolporopollenites* sp., Fagaceae, *Eotrigonobalanus*; Cavagnetto, p. 178, lám. 13, figs. 9–12.

Granos de polen tricolporados, prolatos, de contorno elíptico en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 19–25  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 12–19  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E=1,33–1,58; colpos largos, ligeramente curvados a la altura de los poros, con marcados engrosamientos de la exina en sus márgenes que se hacen gradualmente mayores desde el centro de las zonas polares hacia los poros; poros circulares o ligeramente alargados, de 2,5–3,5  $\mu\text{m}$  de diámetro; grosor de la exina de unas 2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina escábrida.

Esta especie ha sido profusamente citada en el Hemisferio Norte, principalmente en el Paleógeno. Destacamos las identificaciones llevadas a cabo en el Eoceno de Alemania y Turquía (Thomson & Pflug, 1953; Akgün *et al.*, 2002), Rupeliense y Chattiense de Alemania (Gastaldo *et al.*, 1998; Denk *et al.*, 2012) y Mioceno de Hungría y Polonia (Nagy, 1969, 1985; Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło, 2000). Es similar a *Fususpollenites fuscus* (Potonié) Kedves, de la que se diferencia por poseer un tamaño ligeramente mayor y un contorno ecuatorial menos alargado (una relación P/E ligeramente menor). Estas características son difícilmente discernibles al microscopio óptico. Por lo tanto, en la práctica, la única manera eficaz de diferenciar ambas especies es mediante la observación al microscopio electrónico, la cual revela que *F. fuscus* exhibe una estructura de la exina que se presenta típicamente en la subfamilia Quercoideae, concretamente en el género *Trigonobalanus* Forman, mientras que *T. villensis* la muestra intermedia entre las subfamilias Fagoideae y Castaneoideae, por lo que podría representar una forma ancestral común a ambas subfamilias (Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło, 2000; Stuchlik *et al.*, 2014). Después de observar al microscopio electrónico la exina de diversos ejemplares de As Pontes tan solo hemos encontrado el tipo de organización presente en *T. villensis*, que consiste en estructuras organizadas toroidalmente (lám. 27, fig. 4), lo cual nos permite deducir que es la especie mayoritaria (o exclusiva). Denk *et al.* (2012) han atribuido los granos de esta especie a *Eotrigonobalanus eismannii* Walther & Zetter. Sin embargo, de acuerdo a las reglas del CINB esta especie no es válida, ya que el género *Eotrigonobalanus* Walther & Kvaček fue creado para designar hojas fósiles que, posteriormente, Mai (1995) interpretó como ancestrales de la subfamilia Castaneoideae (Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło, 2000). En As Pontes se han identificado 22.821 especímenes, que aparecen en todos los niveles estudiados excepto en H-4,  $\delta$ -1,  $\delta$ -5,  $\delta$ - $\epsilon$ ,  $\epsilon\phi$ -4 y  $\phi$ -1. Es

abundante o común en algunos tramos de todas las secuencias y dominante en los niveles H-5, G-1, G-F, E-4, δ-7 y gran parte de las secuencias D, C, B y A.

Género *Verrutricolporites* Van der Hammen & Wymstra 1964

*Verrutricolporites irregularis* Roche & Schuler 1976

Lám. 26, figs. 25-27

1976 – *Verrutricolporites irregularis* Roche & Schuler, p. 28, lám. 10, figs. 27–28.

Granos de polen tricolporados, prolatos o subprolatos; longitud del eje polar: 21–28 µm; longitud del eje ecuatorial: 17–20,5 µm; ratio P/E =1,2–1,4; colpos ligeramente curvados a la altura de los poros o prácticamente rectos, con engrosamientos de la exina en sus márgenes que crecen gradualmente desde las zonas polares hacia los poros; poros circulares o casi circulares, de 3–4 µm de diámetro; grosor de la exina de 2–2,5 µm; superficie de la exina marcadamente averrugada; verrugas de entre 2 y 3 µm de diámetro en la base y hasta 2 µm de altura.

*V. irregularis* se describió a partir de materiales rupelienses de Bélgica (Roche & Schuler, 1976). También se ha identificado en el Rupeliense de Francia (Schuler, 1990). Roche & Schuler (1976) la relacionaron con la familia Theaceae. Sin embargo, esta especie es morfológicamente comparable al morfo-taxón 8 descrito por Liu *et al.* (2007). Estos autores lo relacionan con una de las múltiples especies de *Quercus* que habitaron el este de China durante el Mioceno. Hemos identificado 395 ejemplares en 65 niveles a lo largo de toda la sucesión. Es común en C-5, A-4 y A-8.

*Verrutricolporites theacoides* Roche & Schuler 1976

Lám. 26, figs. 23-24, 28-29

1976 – *Verrutricolporites theacoides* Roche & Schuler, p. 27, lám. 10, figs. 31–32.

2002 – *Verrutricolporites irregularis* Roche & Schuler; Cavagnetto, p. 176, lám. 11, fig. 25.

2002 – *Verrutricolporites theacoides* Roche & Schuler; Cavagnetto, p. 176.

Granos de polen tricolporados, prolatos o subprolatos; longitud del eje polar: 28–36 µm; longitud del eje ecuatorial: 20–25 µm; ratio P/E =1,2–1,4; colpos largos curvados a la altura

de los poros, con engrosamientos de la exina en sus márgenes que crecen gradualmente desde las zonas polares hacia los poros; poros circulares o casi circulares, ocasionalmente difíciles de apreciar, de 3–5  $\mu\text{m}$  de diámetro; grosor de la exina de aproximadamente 2,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina marcadamente averrugada; verrugas de diferentes formas y tamaños, de entre 1 y 2,5  $\mu\text{m}$  de diámetro en la base y hasta 1  $\mu\text{m}$  de altura, a veces fusionadas dando lugar a una ornamentación rugulada.

Esta especie fue descrita en sedimentos belgas de edad rupeliense (Roche & Schuler, 1976). Entre los escasos estudios en las que se cita destacan los del Mioceno Medio de Polonia (Kohlman-Adamska & Ziembińska-Tworzydło, 2000; Worobiec, 2009). Recientemente, Stuchlik *et al.* (2014) han transferido *V. theacoides* al género *Tricolporopollenites*. Sin embargo, la especie *V. theacoides* tiene completa legitimidad ya que fue válidamente publicada, indicándose holotipo y localidad tipo. Por lo tanto, no encontramos justificación para la nueva combinación, por lo que no se considera en esta Memoria. Roche & Schuler (1976) sugirieron afinidades con el género *Gordonia* J. Ellis (Theaceae), de la cual deriva su nombre. Posteriormente, a partir de un estudio de microscopía electrónica de la superficie de su exina, Kohlman-Adamska & Ziembińska-Tworzydło (2000) concluyeron que, en realidad, se encuentra relacionada con la subfamilia Fagoideae. Hemos identificado 71 ejemplares en 17 niveles desde la secuencia de lignitos H a la  $\delta$ .

Familia **Juglandaceae** DC. ex Perleb 1818

Género ***Caryapollenites*** Raatz 1937 ex Potonié 1960 emend. Krutzsch 1961

*Caryapollenites eogracilis* Krutzsch & Vanhoorne 1977

Lám. 15, figs. 18-19

1977 – *Caryapollenites eogracilis* Krutzsch & Vanhoorne, p. 46, lám. 20, figs. 32–34.

Granos de polen triporados de contorno triangular-redondeado, sin llegar a ser nunca circular; longitud del diámetro ecuatorial: 30–35  $\mu\text{m}$ ; poros ligeramente prominentes, distribuidos en el ecuador o tan solo ligeramente subecuatoriales. A menudo, solo uno de los poros queda en posición subecuatorial. Poros circulares o ligeramente alargados, de aproximadamente 2  $\mu\text{m}$  de diámetro; endoporo de diámetro superior al del ectoporo, dando lugar a un *atrio*; grosor de la exina: 1–2  $\mu\text{m}$ ; ectexina más gruesa que la endexina; superficie



de la exina prácticamente psilada. Generalmente, presentan en una de las regiones polares adelgazamientos característicos de la exina visibles al microscopio óptico, como áreas redondeadas, cuadrangulares o poligonales de color más claro que el resto de la superficie.

Aunque esta especie se ha encontrado de forma escasa en el Cenozoico de Europa, es probable que su registro sea más amplio, ya que de forma habitual los granos de polen de *Caryapollenites* no se identifican a nivel específico. Fue descrita por primera vez en sedimentos thanetienses de Bélgica (Krutzsch & Vanhoorne, 1977). Presenta características morfológicas que la asemejan a los granos del género arctoterciario *Carya* Nutt., que engloba especies arbóreas del este de Norteamérica, China e Indochina. En As Pontes, los granos de polen de esta especie en los estudios numéricos de esta Tesis se han considerado junto con los de los de la especie *Plicatopollis hungaricus* debido a que sus dimensiones y posición de los poros son muy similares, lo cual hace difícil su discriminación. *C. eogracilis* es mucho menos común que *P. hungaricus*. Hemos identificado 3.707 especímenes de ambas especies en 98 niveles.

*Caryapollenites simplex* (Potonié 1931) Raatz 1937 ex Potonié 1960

Lám. 15, figs. 16-17

1931 – *Pollenites simplex* Potonié, p. 2, fig. 4.

1937 – *Caryapollenites simplex* Potonié; Raatz, p. 19, fig. 6.

1960 – *Caryapollenites simplex* (Potonié) Raatz; Potonié, p. 123.

2002 – *Caryapollenites simplex* (Potonié) Raatz; Cavagnetto, p. 172, lám. 7, fig. 17.

Granos de polen triporados de contorno triangular redondeado, casi circular; longitud del diámetro ecuatorial: 31–44  $\mu\text{m}$ ; poros dispuestos subecuatorialmente, aunque en algunas ocasiones solo dos de los tres poros quedan subecuatoriales; poros circulares o ligeramente alargados, de hasta 2,7  $\mu\text{m}$  de diámetro, dotados de un estrecho *annulus*; endoporo más ancho que el ectoporo, dando lugar a un *atrio*. A menudo, en vista polar se observan zonas en las que la exina se encuentra adelgazada, que son visibles al microscopio óptico como áreas circulares o triangulares de color más claro que el resto de la superficie del grano de polen. Espesor de la exina: 1,5–2  $\mu\text{m}$ ; ectexina claramente más gruesa que la endexina; superficie de la exina granulada.

Esta especie fue muy común en el Hemisferio Norte durante el Terciario y el Cuaternario, especialmente en el Neógeno. En Europa son destacables las citas del Oligoceno de Francia, Eslovenia, Turquía y Alemania (Châteauneuf, 1980; Fabre *et al.*, 1986; Bruch, 1998;

Akkiraz & Akgün, 2005; Herrman, 2007), y el Mioceno de Alemania, Polonia, Bélgica, Bulgaria y España (Potonié, 1960; Stuchlik, 1964; Thiele-Pfeiffer, 1980; Piwocki & Ziemińska-Tworzydło, 1997; Ivanov *et al.*, 2007b; Roche *et al.*, 2008; Gaudant *et al.*, 2015). *C. simplex* también posee una clara afinidad con el género *Carya*. En total, se han identificado 365 especímenes que aparecieron en 69 niveles a lo largo de toda la sucesión.

Género *Momipites* Wodehouse 1933 emend. Nichols 1973

*Momipites gracilis* (Potonié 1931) Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło en  
Stuchlik *et al.* 2009  
Lám. 14, figs. 32-33

1931 – *Pollenites coryphaeus gracilis* Potonié, p. 332, lám. 2, fig. 10.  
2009 – *Momipites gracilis* (Potonié) Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło;  
Stuchlik *et al.*, p. 53, lám. 41, figs. 1–6.

Granos de polen triporados de contorno triangular, con zonas interaperturales convexas; longitud del diámetro ecuatorial: 13–16 µm; poros con *atrio*, dispuestos en el contorno ecuatorial, aunque claramente hundidos hacia la zona subecuatorial; ectoporos de 0,5–1 µm de diámetro; endoporos de 4–5,5 µm de diámetro; exina de aproximadamente 1 µm de grosor, a menudo con adelgazamientos, visibles como manchas claras, o con pequeños pliegues; superficie de la exina finamente granulada.

*M. gracilis* fue hallada por primera vez en lignitos del Mioceno de Alemania (Potonié, 1931), apareciendo más recientemente en el de Hungría y Polonia (Nagy, 1969; Kohlman-Adamska, 1993). De forma adicional, ha sido citada en el Eoceno inferior de Hungría (Kedves, 1974). La morfología de estos granos los aproxima al género de origen paleotropical *Engelhardia* Lesch. ex Blume, al que pertenecen especies arbóreas que habitan el Sudeste asiático e Indonesia. En As Pontes se han contabilizado 237 especímenes a lo largo de 66 niveles, desde la base de la sucesión hasta la secuencia de lignitos ε. Aparece siempre puntualmente, excepto en F-2 y Aα-1 en los que es común.

*Momipites punctatus* (Potonié 1931) Nagy 1969  
Lám. 14, figs. 28-31

1931 – *Pollenites coryphaeus punctatus* Potonié, pp. 329, 332, lám. 2, figs. 7, 11.

1969 – *Momipites punctatus* (Potonié) Nagy, p. 478, lám. 54, figs. 9–10.

2002 – *Momipites punctatus* (Potonié) Nagy; Cavagnetto, p. 172, lám. 7, fig. 1.

Granos de polen triporados, excepcionalmente tetraporados o diporados, de contorno triangular con zonas interaperturales convexas; longitud del diámetro ecuatorial: 18–25 µm; poros con *atrio*, dispuestos en el contorno ecuatorial; diámetro de los ectoporos: 1,5–2,5 µm; diámetro de los endoporos: 6–10 µm; grosor de la exina: 1,5–2 µm; exina en ocasiones con pliegues poco conspicuos; superficie de la exina finamente granulada o psilada.

Esta especie, que es muy común en el Cenozoico de Europa, fue encontrada por primera vez en lignitos del Mioceno de Alemania (Potonié, 1931) y, posteriormente, citada en numerosas localidades del Eoceno de Turquía (Akgün *et al.*, 2002), Oligoceno de Francia, Eslovenia y Turquía (Fabre *et al.*, 1986; Bruch, 1998; Akkiraz *et al.*, 2011) y Mioceno de Polonia, Hungría, Alemania, Bulgaria y España (Stuchlik, 1964; Nagy, 1969; Thiele-Pfeiffer, 1980; Ashraf & Mosbrugger, 1996; Ivanov, 2004; Gaudant *et al.*, 2015). También ha sido identificada en el Paleógeno y Neógeno de Estados Unidos (Nichols, 1973). Como en el caso de la especie anterior, se relaciona con el género *Engelhardia*. Hemos identificado 9.568 ejemplares que se encuentran presentes de forma común o abundante en todos los niveles estudiados, excepto en J-2, H-1 y εφ-4, en los que se ha hallado de forma esporádica.

#### *Momipites quietus* (Potonié 1931) Nichols 1973

Lám. 14, fig. 27

1931 – *Pollenites quietus* Potonié, p. 556, fig. 13.

1973 – *Momipites quietus* (Potonié) Nichols, p. 107.

2002 – *Momipites quietus* (Potonié) Nichols; Cavagnetto, p. 172.

Granos de polen triporados de contorno triangular, con zonas interaperturales rectas y ápices redondeados; longitud del diámetro ecuatorial: 15–20 µm; poros con *atrio* dispuestos en el contorno ecuatorial; ectoporo de hasta 1,5 µm de diámetro; endoporo notablemente mayor, de hasta 6,5 µm de diámetro; exina de aproximadamente 1 µm de grosor; superficie de la exina ligeramente granulada.

*M. quietus* fue hallada por vez primera en lignitos del Mioceno de Alemania (Potonié, 1931) y, posteriormente, se ha citado en el Eoceno de Hungría, Turquía y Alemania (Kedves, 1974; Akgün *et al.*, 2002; Akkiraz *et al.*, 2006; Akkiraz *et al.*, 2007; Riegel *et al.*, 2015), Oligoceno de Eslovenia y Alemania (Bruch, 1998; Pross *et al.*, 2001) y Mioceno de Bulgaria y Polonia

(Ivanov, 2004; Stuchlik *et al.*, 2009). Estos granos de polen, que también son relacionables con el género *Engelhardia*, se han identificado en 87, niveles desde la base de la sucesión hasta la secuencia de lignitos ε. En total, se han contabilizado 763 ejemplares, siendo una especie común en L-1, L-3, J-3, J-4, F-1, F-2, F-3, B-1, Aα-1, β-7, δ-1 y δ-7, y en la mayor parte de la secuencia de lignitos A.

Género *Multiporopollenites* Pflug en Thomson & Pflug 1953 emend. Potonié 1960

*Multiporopollenites maculosus* (Potonié 1931) Thomson & Pflug 1953

1931 – *Pollenites maculosus* p. 28, lám. 2, fig. V19d.

1953 – *Multiporopollenites maculosus* (Potonié) Thomson & Pflug, p. 94, lám. 10, fig. 95.

Granos de polen pantoporados con más de diez poros, distribuidos irregularmente por toda su superficie, de contorno poligonal-redondeado; diámetro de aproximadamente 32 μm; poros atriados, circulares, de aproximadamente 1,5 μm de diámetro; ectoporo de aproximadamente 1,4 μm; endoporo de unas 5 μm de diámetro; espesor de la exina: 1–1,5 μm; superficie de la exina granulada.

Se trata de una especie relativamente común en el Cenozoico europeo, especialmente en el Neógeno. Ha sido identificada en el Priaboniense de la Cuenca de París (Châteauneuf, 1980), Oligoceno de Alemania (Pross *et al.*, 2001; Herrman, 2007) y Mioceno de Alemania, Polonia y Bélgica (Thomson & Pflug, 1953; Potonié, 1960; Kohlman-Adamska, 1993; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Ashraf & Mosbrugger, 1996; Roche *et al.*, 2008). Morfológicamente es similar a los granos de polen del género *Juglans* L. En particular, se asemeja a los de la especie de origen paleotropical *J. sigillata* Dode, que habita regiones subtropicales del sur de China y este del Himalaya. Únicamente se han identificado tres ejemplares en los niveles C-5, β-6 y εφ-3.

Género *Platycaryapollenites* Nagy 1969 emend. Frederiksen & Christopher 1978

*Platycaryapollenites anticyclus* (Krutzsch & Vanhoorne 1977) Kedves 1992

Lám. 15, fig. 8

1977 – *Platycaryapollis anticyclus* Krutzsch & Vanhoorne, p. 45, lám. 20, figs. 19–21.  
1992 – *Platycaryapollenites anticyclus* (Krutzsch & Vanhoorne) Kedves, p. 39.

Granos de polen triporados de contorno triangular, con zonas interaperturales convexas en vista polar; longitud del diámetro ecuatorial: 15–21  $\mu\text{m}$ ; poros circulares de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de diámetro, no atriados, dispuestos en el ecuador del grano; exina de 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina ligeramente granulada o casi psilada. Presencia en una o ambas caras polares de pliegues o engrosamientos de la exina que dan lugar a una clara forma trirradiada en forma de Y, de radios estrechos que no llegan a alcanzar el contorno ecuatorial.

Esta especie fue descrita en sedimentos del Thanetiense de Bélgica (Krutzsch & Vanhoorne, 1977). Posteriormente, ha sido identificada en el Paleógeno de París (Kedves, 1992) y Neógeno de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2009). Las características de su exina permiten relacionarla con el género actual de origen plurirregional *Platycarya* Sieb. & Zucc., que cuenta con tan solo dos especies que habitan regiones templadas de Japón, Corea y China, y subtropicales del sur de China, Vietnam y Laos. En As Pontes se han identificado cuatro especímenes en los niveles C-5,  $\delta$ -5 y  $\epsilon$ -3.

#### *Platycaryapollenites miocaenicus* Nagy 1969

Lám. 15, figs. 9-10

1969 – *Platycaryapollenites miocaenicus* Nagy, p. 474, lám. 53, figs. 25–26.  
2002 – *Platycaryapollenites miocaenicus* Nagy; Cavagnetto, p. 172.

Granos de polen triporados de contorno triangular, con zonas interaperturales convexas en vista polar; longitud del diámetro ecuatorial: 15–22  $\mu\text{m}$ ; poros circulares de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de diámetro, no atriados, dispuesto en el ecuador del grano; exina de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina ligeramente granulada o casi psilada. Presencia en ambas caras polares de dos pliegues o engrosamientos estrechos de la exina que se cruzan cerca de una de las zonas interaperturales y que no alcanzan el contorno ecuatorial.

*P. miocaenicus* es una especie común en el Cenozoico. Fue descrita por primera vez en sedimentos arcillosos del Serravaliense de Hungría (Nagy, 1969). Posteriormente, ha sido citada en el Paleoceno y Eoceno de París (Kedves, 1992), Eoceno de Carolina del Sur, Dinamarca, Turquía y Alemania (Frederiksen & Christopher, 1978; Willumsen, 2004; Akkiraz *et al.*, 2007; Lenz *et al.*, 2011), Oligoceno de Eslovenia y Alemania (Bruch, 1998; Bruch & Mosbrugger, 2002; Herrman, 2007) y Mioceno de Polonia, Alemania, Hungría y

España (Ziemińska-Tworzydło, 1974; Thiele-Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985; Piwocki & Ziemińska-Tworzydło, 1997; Gaudant *et al.*, 2015). Las características de su exina también permiten relacionarla con el género *Platycarya*. Se han identificado un total de 494 especímenes distribuidos en 83 niveles a lo largo de toda la sucesión. Es común en la secuencia de lignitos L y en J-3, J-4, I-1, I-2 y A $\alpha$ -1.

*Platycaryapollenites platycaryoides* (Roche 1969) Kedves 1992

Lám. 15, figs. 14-15

1969 – *Triatriopollenites platycaryoides* Roche, p. 135, fig. 6.

1992 – *Platycaryapollenites platycaryoides* (Roche) Kedves, p. 40.

Granos de polen triporados de contorno triangular, con zonas interaperturales convexas en vista polar; longitud del diámetro ecuatorial: 14–20  $\mu\text{m}$ ; poros circulares de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de diámetro, no atriados, dispuestos en el ecuador del grano; grosor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina ligeramente granulada o casi psilada. En una de las caras polares se desarrolla un pliegue o engrosamiento de la exina en forma de U, mientras que en la cara opuesta se forman dos pliegues estrechos de la exina más o menos paralelos.

Fue identificada por primera vez en sedimentos belgas de edad Selandiense y Thanetiense (Roche, 1969) y ha sido citada en el Paleoceno y Eoceno de París (Kedves, 1992), Eoceno Medio de Alemania (Lenz *et al.*, 2011; Riegel *et al.*, 2015), Oligoceno de España (Solé de Porta & de Porta, 1979) y Mioceno de Polonia (Ziemińska-Tworzydło, 1974; Kohlman-Adamska, 1993). Del mismo modo que las especies anteriores, las características de su exina permiten relacionarla con el género *Platycarya*. En As Pontes se han contabilizado puntualmente 72 especímenes que se distribuyen por 36 niveles, desde la base de la sucesión hasta el  $\beta$ -9.

Género *Plicatopollis* Krutzsch 1962

Este género incluye granos de polen triporados que, según la descripción original (Krutzsch, 1962c; pág. 277), están provistos de tres áreas de adelgazamiento de la exina en ambas caras polares, en cuyos bordes a veces se producen pliegues. Esta definición original ha dado lugar en la práctica a una gran confusión a la hora de identificar la multitud de formas que

se aproximan al concepto morfológico que encierra. En primer lugar, porque habitualmente se ha considerado la presencia de pliegues el carácter más importante del género. No obstante, en realidad, en la descripción de la especie se dice que los pliegues pueden estar o no presentes. En segundo lugar, porque en la práctica es muy complicado discernir si las zonas de adelgazamiento (y los pliegues en caso de estar presentes) se encuentran en una de las dos caras polares o en ambas. En consecuencia, este género necesita ciertamente una revisión para clarificar los caracteres morfológicos que lo definen. Mientras tanto, hemos decidido emplearlo para referirnos a especies que tradicionalmente se han englobado en el mismo. Los granos de polen atribuidos al género *Plicatopollis* se han relacionado generalmente con la familia Juglandaceae.

*Plicatopollis hungaricus* Kedves 1974

Lám. 15, figs. 3-5

1974 – *Plicatopollis hungaricus* Kedves, p. 58, fig. 29; lám. 19, figs. 13–18.

2002 – *Plicatopollis hungaricus* Kedves; Cavagnetto, p. 172, lám. 7, fig. 18.

Granos de polen triporados, raramente tetraporados; contorno triangular redondeado, sin llegar a ser nunca circular; longitud del diámetro ecuatorial: 30–35  $\mu\text{m}$ ; poros ligeramente prominentes o no prominentes, distribuidos en el ecuador o de forma levemente subecuatorial (a menudo solo uno de los poros queda en posición subecuatorial); poros circulares o ligeramente elípticos, ocasionalmente operculados, de unas 2  $\mu\text{m}$  de diámetro; endoporo con un diámetro superior al ectoporo, dando lugar a un *atrio*; espesor de la exina: 1–2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina ligeramente granulada o casi psilada. Presencia en una o ambas caras polares de pliegues o arrugas característicos de la exina que dan lugar a formas muy variadas, a veces trirradiadas, que suelen dirigirse de un poro a otro sin llegar a alcanzar la zona ecuatorial.

*P. hungaricus* fue descrita por primera vez en sedimentos del Ypresiense de Hungría (Kedves, 1974) donde aparecía abundantemente. También ha sido identificada en el Ypresiense de París (Kedves, 1992). Algunos de los ejemplares descritos por Stuchlik *et al.* (2009) (pl. 44, figs: 1–4) como *Platycaryapollenites anticyclus* en el Neógeno de Polonia son muy similares a esta especie. Como ya se ha indicado anteriormente, los ejemplares de esta especie en los estudios numéricos de esta Memoria se han considerado conjuntamente con los de *Caryapollenites eogracilis*. Hemos identificado 3.707 especímenes de ambas

especies siendo *P. hungaricus*, con diferencia, la más abundante. Aparecen en todos los niveles estudiados excepto en I-1, C-3 y  $\epsilon\phi$ -4.

*Plicatopollis plicatus* (Potonié 1934) Krutzsch 1962

Lám. 15, figs. 1-2

1934 – *Pollenites plicatus* Potonié, p. 55, lám. 2, fig. 19.

1962 – *Plicatopollis plicatus* (Potonié) Krutzsch, p. 277, fig. 6.

2002 – *Plicatopollis plicatus* (Potonié) Krutzsch; Cavagnetto, p. 172.

Granos de polen triporados de contorno triangular, con zonas interapertuales marcadamente convexas; longitud del diámetro ecuatorial: 20–30  $\mu\text{m}$ ; poros dispuestos en el contorno ecuatorial nunca de forma subecuatorial; espesor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; endexina ligeramente engrosada alrededor de los poros; no se ha detectado presencia de *atrio*; desarrollo de un característico pliegue trirradial en una o ambas caras polares, que parte del centro de la zona polar hasta cada uno de los poros en el ecuador; superficie de la exina finamente granulada o casi psilada.

Dada la máxima abundancia en Europa y Norteamérica de esta especie durante el Paleoceno y Eoceno (Krutzsch, 1962c; Kedves, 1974; Frederiksen & Christopher, 1978; Gruas-Cavagnetto, 1978; Nichols & Ott, 1978; Frederiksen, 1979), Stuchlik *et al.* (2009) le han supuesto un origen paleotropical. Es menos común en el Oligoceno y Mioceno, habiéndose identificado en Hungría durante este último periodo (Nagy, 1969, 1985). Se han identificado puntualmente 173 especímenes que se distribuyen en 48 niveles a lo largo de toda la sucesión.

*Plicatopollis lunatus* Kedves 1974

Lám. 15, figs. 6-7

1974 – *Plicatopollis plicatus* Kedves, p. 57, fig. 28; lám. 19, figs. 7–12.

2002 – *Plicatopollis plicatus* Kedves; Cavagnetto, p. 172.

Granos de polen triporados de contorno triangular, con zonas interaperturales convexas en vista polar; longitud del diámetro ecuatorial: 18–20  $\mu\text{m}$ ; poros dispuestos ecuatorialmente, circulares, de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de diámetro, no atriados; espesor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina ligeramente granulada o casi psilada; desarrollo en ambas caras



polares de tres pliegues estrechos o engrosamientos de la exina con aspecto curvado de la misma longitud, que se dirigen de un poro a otro sin alcanzar el contorno ecuatorial.

*P. lunatus* aparece principalmente en el Paleógeno, habiendo sido citada en el Eoceno de Hungría y Carolina del Sur (Kedves, 1974; Frederiksen & Christopher, 1978). Kohlman-Adamska y Ziemińska-Tworzydło en Stuchlik *et al.* (2009) consideran que este taxón debe ser transferido al género *Platycaryapollenites* debido a que los engrosamientos polares de la exina se desarrollan sólo en una de las caras polares y no alcanzan el contorno ecuatorial. Sugieren así una relación con el género actual *Platycarya*. Se han identificados 71 especímenes en 39 niveles desde la base de la sucesión a la secuencia de lignitos ε.

#### Género *Polyatriopollenites* Pflug 1953

##### *Polyatriopollenites stellatus* (Potonié 1931) Pflug 1953

Lám. 15, fig. 20

1931 – *Pollenites stellatus* Potonié, p. 28, lám. 2, fig. V47b.

1953 – *Polyatriopollenites stellatus* (Potonié) Pflug, p. 115, lám. 24, fig. 47.

Granos de polen 5–7 zonoporados; poros distribuidos en el contorno ecuatorial; contorno ecuatorial poligonal, con zonas interaperturales rectas en vista polar; longitud del diámetro ecuatorial: 26–39 µm; poros atriados, ligeramente prominentes, circulares; diámetro del ectoporo: 2–3 µm; diámetro del endoporo: 6–8 µm; espesor de la exina: 1–2 µm; superficie de la exina granulada.

Esta especie es muy común en el Cenozoico, especialmente en el Neógeno. Ha sido identificada en sedimentos del Thanetiense de Virginia (Estados Unidos) (Frederiksen, 1979), Bartonense de la Cuenca de París (Châteauneuf, 1980), Oligoceno de Inglaterra, Irlanda y Eslovenia (Boulter & Craig, 1979; Wilkinson *et al.*, 1980; Bruch, 1998), y a lo largo de todo el Mioceno de Polonia y Alemania (Pflug, 1953; Thomson & Pflug, 1953; Potonié, 1960; Thiele-Pfeiffer, 1980; Stuchlik *et al.*, 2007; Worobiec, 2009; Worobiec *et al.*, 2009; Worobiec & Gedl, 2010; Worobiec & Szulc, 2010; Worobiec *et al.*, 2012; Worobiec, 2014b). Se puede relacionar con los granos de polen de la especie arctoterciaria *Pterocarya fraxinifolia* (Lam.) Spach., que habita regiones templadas de Asia Menor. Se han

contabilizado de manera puntual 32 ejemplares que se distribuyen por 19 niveles, desde el I-4 hasta el techo de la sucesión, apareciendo de forma continuada a partir del DC-2.

Género *Subtriporopollenites* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953 emend. Krutzsch 1961

*Subtriporopollenites anulatus* subsp. *nanus* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

Lám. 15, figs. 24-25

1953 – *Subtriporopollenites anulatus* subsp. *nanus* Pflug & Thomson; Thomson & Pflug, p. 86, lám. 9, figs. 42–53.

2002 – *Subtriporopollenites intrastructurus* Krutzsch & Vanhoorne; Cavagnetto, p. 172.

2002 – *Celtipollenites intrastructurus* (Krutzsch & Vanhoorne) Thiele-Pfeiffer; Cavagnetto, lám. 7, fig. 6.

Granos de polen triporados de contorno circular; longitud del diámetro ecuatorial: 22–24  $\mu\text{m}$ ; poros circulares situados en posición subecuatorial, de 1,5–2  $\mu\text{m}$  de diámetro; grosor de la exina: 1,5–2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina marcadamente granulada.

*S. anulatus* se ha citado fundamentalmente en el Paleógeno. Ha sido identificada desde el Paleoceno al Mioceno en Estados Unidos (Frederiksen *et al.*, 1983; Frederiksen, 1984, 1988), en el Paleoceno de Bélgica (Krutzsch & Vanhoorne, 1977), en el Eoceno de Alemania, de la Cuenca de París, Turquía y Dinamarca (Thomson & Pflug, 1953; Gruas-Cavagnetto, 1968; Châteauneuf, 1980; Akgün *et al.*, 2002; Willumsen, 2004; Lenz *et al.*, 2011; Riegel *et al.*, 2015) y en el Oligoceno de Bélgica y Francia (Roche & Schuler, 1979; Schuler, 1990). La mayoría de autores citados relacionan esta especie con la familia Juglandaceae. Han aparecido tres únicos especímenes en los niveles de la secuencia de lignitos I: I-2, I-4 e I-5.

Familia **Myricaceae** Rich. ex Kunth 1817

Las especies atribuibles a la familia Myricaceae que se describen a continuación, han sido agrupadas en un mismo complejo (*Myricipites/Triatriopollenites rurensis*) en el estudio cuantitativo de esta Memoria. A este hemos atribuido 20.082 especímenes, que han aparecido en todos los niveles estudiados y que se pueden relacionar con los géneros

paleotropicales *Myrica* L. y *Comptonia* L'Hér. ex Aiton. Entre ellos, hemos podido confirmar la presencia de seis especies diferentes que se describen a continuación.

Género *Myricipites* Wodehouse 1933

*Myricipites bituitus* (Potonié 1931) Nagy 1969

Lám. 14, figs. 1-3, 5

1931 – *Pollenites bituites* Potonié, p. 332, lám. 2, fig. 17.

1969 – *Myricipites bituitus* Nagy, p. 477, lám. 55, fig. 1.

2002 – *Triatriopollenites bituitus* (Potonié) Thomson & Pflug; Cavagnetto, p. 171.

Granos de polen triporados, excepcionalmente tetraporados, oblatos, de contorno triangular convexo en vista polar; longitud del diámetro ecuatorial: 18–28  $\mu\text{m}$ ; presencia de *labrum* y atrio en los poros de hasta 4  $\mu\text{m}$  de profundidad; ectoporos circulares, de 1–2  $\mu\text{m}$  de diámetro, situados por encima del contorno ecuatorial; endoporos de 2–5  $\mu\text{m}$  de diámetro; exina de 1,5–2  $\mu\text{m}$  de grosor, más espesa en los poros, con las dos capas que la componen unidas en todo el contorno ecuatorial excepto en los poros en los que se encuentran ligeramente separadas; superficie de la exina finamente granulada; gránulos más gruesos y concentrados en el atrio.

*M. bituitus* se encuentra comúnmente en el Cenozoico del Hemisferio Norte. Destacamos las citas de los afloramientos del Eoceno de Alemania (Thomson & Pflug, 1953; Lenz *et al.*, 2011), Oligoceno de Francia (Schuler, 1990) y Mioceno de Alemania, Hungría, Polonia y España (Potonié, 1931, 1960; Nagy, 1969; Thiele-Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Stuchlik *et al.*, 2007; Słodkowska, 2009; Gaudant *et al.*, 2015). En As Pontes hemos podido constatar su presencia en los niveles J-5, H-4, H-11, E-1,  $\beta$ -2,  $\beta$ -7,  $\beta$ -8,  $\delta$ -1 y  $\delta$ -5.

*Myricipites coryphaeus* (Potonié 1931) Potonié 1960

Lám. 14, figs. 4, 6-7

1931 – *Pollenites coryphaeus* Potonié, pp. 329, 332, lám. 2, fig. 15.

1960 – *Myricipites coryphaeus* (Potonié) Potonié, p. 119.

2002 – *Triatriopollenites rurensis* Thomson & Pflug; Cavagnetto, p. 172, lám. 7, figs. 7–8.

Granos de polen triporados, excepcionalmente tetraporados, oblatos, de contorno triangular en vista polar; longitud del diámetro ecuatorial: 23–30  $\mu\text{m}$ ; presencia de atrio en los poros de hasta 1,5  $\mu\text{m}$  de profundidad; ectoporos circulares, de 1,5–2,4  $\mu\text{m}$  de diámetro, situados en el contorno ecuatorial; endoporos de 5–8  $\mu\text{m}$  de diámetro; exina de 1,5–2  $\mu\text{m}$  de grosor, más espesa en los poros, con las dos capas que la componen unidas en todo el contorno ecuatorial. Ocasionalmente estas dos capas están ligeramente separadas cerca de los poros. Superficie de la exina finamente granulada; gránulos más gruesos y concentrados en el atrio.

Esta especie ha sido identificada de manera relativamente común en el Cenozoico. Fue descrita en lignitos del Mioceno de Alemania (Potonié, 1931). Ha sido citada en el Paleógeno de Alemania y Estados Unidos (Thomson & Pflug, 1953; Frederiksen & Christopher, 1978) y en el Mioceno de Alemania y Polonia (Potonié, 1960; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994). En As Pontes la hemos encontrado en los niveles J-2, J-3, C-B, A-1, A-3, A-7, A-8,  $\beta$ -4,  $\beta$ -6 y  $\beta$ -7.

*Myricipites microcoryphaeus* (Potonié 1931) Słodkowska en Ziemińska-Tworzydło *et al.*

1994

Lám. 14, figs. 8-9

1931 – *Pollenites microcoryphaeus* Potonié, p. 332, lám. 2, fig. 13.

1994 – *Myricipites microcoryphaeus* (Potonié) Słodkowska; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, p. 16, lám. 18, figs. 24–25.

2002 – *Triatriopollenites* sp.; Cavagnetto, p. 172, lám. 7, figs. 2–3.

Granos de polen triporados, oblatos, de contorno triangular convexo en vista polar; longitud del diámetro ecuatorial: 17–23  $\mu\text{m}$ ; presencia de atrio en los poros de hasta 1,5  $\mu\text{m}$  de profundidad; ectoporos circulares, de 0,8–1,4  $\mu\text{m}$  de diámetro, situados en el contorno ecuatorial; endoporos de 4–6  $\mu\text{m}$  de diámetro; exina de 0,8–1,3  $\mu\text{m}$  de grosor, algo más gruesa en los poros, con las dos capas que la componen unidas en todo el contorno ecuatorial; superficie de la exina finamente granulada; gránulos más gruesos y concentrados en el atrio.

*M. microcoryphaeus* es común en el Cenozoico europeo. Fue descrita en los mismos materiales miocenos que la especie anterior (Potonié, 1931). Posteriormente, ha sido identificada en el Paleógeno del este de Estados Unidos (Frederiksen & Christopher, 1978), Eoceno y Mioceno de Alemania (Potonié, 1960) y Mioceno de Polonia (Ziemińska-Tworzydło, 1974; Kohlman-Adamska, 1993; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994). Hemos podido confirmar la presencia de esta especie en los niveles H-4, A $\alpha$ -2,  $\beta$ -5,  $\beta$ -6 y  $\epsilon\phi$ -2.

*Myricipites myricoides* (Kremp 1949) Nagy 1969

Lám. 14, fig. 12

1949 – *Pollenites myricoides* Kremp, p. 64, lám. 6, fig. 63.

1969 – *Myricipites myricoides* (Kremp) Nagy, p. 477, lám. 54, fig. 11, 13, 14.

2002 – *Triatriopollenites myricoides* (Kremp) Thomson & Pflug; Cavagnetto, p. 172.

Granos de polen triporados, oblatos, de contorno triangular con caras más o menos rectas en vista polar; diámetro ecuatorial de aproximadamente 21  $\mu\text{m}$ ; presencia de atrio en los poros de hasta 1  $\mu\text{m}$  de profundidad; ectoporos circulares de 1,5  $\mu\text{m}$  de diámetro, situados en el contorno ecuatorial; endoporos de aproximadamente 5  $\mu\text{m}$  de diámetro; exina de 1,2–1,5  $\mu\text{m}$  de grosor, sin apenas engrosamiento en los poros, con las dos capas que la componen unidas en todo el contorno ecuatorial; superficie de la exina finamente granulada; gránulos del atrio inconspicuos o ausentes.

*M. myricoides* se ha encontrado de forma escasa en el Cenozoico europeo. Ha sido identificada en el Mioceno de Hungría, Eslovaquia y Polonia (Nagy, 1969, 1985; Planderová, 1990; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Piwocki & Ziemińska-Tworzydło, 1997). Únicamente hemos hallado ejemplares de esta especie en los niveles  $\beta$ -4 y  $\beta$ -5.

*Myricipites peregriniformis* (Gladkova 1965) Grabowska & Ważyńska en Stuchlik *et al.*

2009

Lám. 14, fig. 13

1965 – *Comptonia peregriniformis* Gladkova, p. 183, lám. 11, figs. 3–4.

2009 – *Myricipites peregriniformis* (Gladkova) Grabowska & Ważyńska; Stuchlik *et al.*, p. 26, lám. 15, figs. 1–4.

Granos de polen triporados, oblatos, de contorno triangular convexo, casi circular en vista polar; longitud del diámetro ecuatorial: 24–32  $\mu\text{m}$ ; presencia de atrio en los poros de menos de 1  $\mu\text{m}$  de profundidad; ectoporos circulares de 2–2,5  $\mu\text{m}$  de diámetro, situados en el contorno ecuatorial; endoporos de hasta 8  $\mu\text{m}$  de diámetro; exina de 1,3–1,5  $\mu\text{m}$  de espesor, engrosada en los poros, con las dos capas que la componen unidas en todo el contorno ecuatorial, excepto en los poros en donde se separan ligeramente; superficie de la exina finamente granulada; presencia discreta de gránulos en el atrio.

Entre las escasas citas de *M. peregriniformis* en el Cenozoico, destacan las del Mioceno de la República Checa, Polonia y España (Kováčová *et al.*, 2011; Stuchlik *et al.*, 2014; Gaudant *et al.*, 2015). Se ha podido confirmar su presencia en los niveles H-4,  $\beta$ -4,  $\delta$ -1 y  $\delta$ -7 de As Pontes.

Género ***Triatriopollenites*** Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

*Triatriopollenites rurensis* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

Lám. 14, figs. 14-15

1953 – *Triatriopollenites rurensis* Pflug & Thomson; Thomson & Pflug, p. 79, lám. 7, figs. 81–109.

Granos de polen triporados, oblatos, de contorno triangular-convexo en vista polar; longitud del diámetro ecuatorial: 23–32  $\mu\text{m}$ ; presencia de labra y atrios grandes en los poros; atrios de hasta 3  $\mu\text{m}$  de profundidad; ectoporos circulares de 2–4  $\mu\text{m}$  de diámetro; endoporos de hasta 8  $\mu\text{m}$  de diámetro; exina de 1,5–2,5  $\mu\text{m}$  de espesor, engrosada en los poros, con las dos capas que la componen unidas en todo el contorno ecuatorial, excepto en los poros en donde se separan; superficie de la exina finamente granulada; gránulos más gruesos y concentrados en el atrio.

*T. rurensis* es una especie común en el Cenozoico europeo. Ha sido identificada en el Paleógeno de Alemania y Polonia (Thomson & Pflug, 1953; Grabowska, 1974), Eoceno de Hungría y Alemania (Kedves, 1965; Riegel *et al.*, 2015), Rupeliense de Polonia y de la Cuenca de París (Grabowska, 1965; Châteauneuf, 1980) y Mioceno de Polonia, Hungría, Alemania y Bélgica (Stuchlik, 1964; Nagy, 1969; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Thiele-Pfeiffer, 1980; Roche *et al.*, 2008). Hemos podido confirmar su presencia en los niveles J-3, I-5, H-4, E-3, C-3, A-8 y  $\beta$ -6.

## **Astéridas**

### **Astéridas basales**

Orden **Cornales** Link 1829

Familia **Cornaceae** Bercht. ex Presl

Género *Cornaceaepollis* Stuchlik en Ziemińska-Tworzydło et al. 1994 ex Jansonius, Hills & Hartkopf-Fröder 1998

Stuchlik, en Ziemińska-Tworzydło *et al.* (1994), define este género en el que incluye “granos de polen fósiles con morfología similar a la del polen actual de las subfamilias Cornoideae y Mastixioideae de la familia Cornaceae”. En la descripción de *Cornaceaepollis* señala que la superficie de la exina de las diferentes especies de este género es reticulada o granulada. Esto no le impide incluir en este varias especies con superficies escábridas (Stuchlik *et al.*, 2014). Los ejemplares de las dos especies identificadas en As Pontes presentan exinas prácticamente psiladas y escábridas, respectivamente.

*Cornaceaepollis* sp. 1

Lám. 20, figs. 8-11

Granos de polen tricolporados, prolatos; longitud del eje polar: 31–37  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 23,5–27  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,15–1,57; colpos doblados a la altura de los poros, estrechos, con un engrosamiento moderado de la exina en sus márgenes, que se acercan a la zona polar; índice de área polar reducido; colpos en vista ecuatorial estrechados bruscamente a la altura de los poros, dando lugar a una característica forma de H; poros marcadamente alargados, de hasta 9  $\mu\text{m}$  de diámetro ecuatorial; grosor de la exina: 1–2  $\mu\text{m}$ ; exina no columelada; superficie de la exina prácticamente psilada o ligeramente escábrida en algunos especímenes.

La superficie prácticamente psilada de los granos de este tipo polínico y su tamaño les diferencia de las demás especies descritas en el género. Hemos identificado 34 especímenes que aparecen esporádicamente distribuidos en 17 niveles, desde la secuencia de lignitos J hasta la  $\delta$ .

*Cornaceaepollis* sp. 2

Lám. 20, figs. 5-7

Granos de polen tricolporados, subprolatos; contorno romboidal en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 30–34  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 27–30  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,1; colpos marcadamente doblados a la altura de los poros, estrechos, con un marcado engrosamiento de la exina en sus márgenes, que se acercan a la zona polar; índice de área polar reducido;

colpos en vista ecuatorial estrechados bruscamente a la altura de los poros, dando lugar a una característica forma de H; poros marcadamente alargados, de 5,5–6 µm de diámetro ecuatorial; grosor de la exina: 1–2 µm; exina no columelada; superficie de la exina claramente escábrida.

Únicamente hemos identificado cuatro ejemplares que, en razón de su tamaño y la ornamentación de su exina, se diferencian de los de las demás especies descritas en el género. Aparecen en los niveles F-2, A-1, A-3 y A-7.

#### Género *Nyssapollenites* Thiergart 1938 ex Potonié 1960

Las especies que presentan afinidades con el polen del género arctoterciario actual *Nyssa* L. han sido agrupadas como *Nyssapollenites* spp. en el estudio cuantitativo de esta Memoria, al cual hemos atribuido 46 especímenes que aparecen desde la secuencia de lignitos J hasta la ε. Entre ellos, hemos podido confirmar la presencia de tres especies diferentes que se describen a continuación. Actualmente, *Nyssa* habita latitudes templadas y tropicales del Hemisferio Norte (Norteamérica, este de Asia y Malasia).

#### *Nyssapollenites accesorius* (Potonié 1934) Potonié 1951

Lám. 21, figs. 3-4

1934 – *Pollenites kruschii accesorius* Potonié, p. 65, lám. 6, fig.9.

1951 – *Nyssapollenites accesorius* (Potonié) Potonié, p. 146, lám. 21, fig. 129.

Granos de polen tricolporados, prolato-esferoidales; en vista ecuatorial, *apocolpium* redondeado; longitud del eje polar: 34–36 µm; en vista polar, contorno triangular; longitud del eje ecuatorial de aproximadamente 33 µm; ratio P/E: 1.0–1.1; colpos estrechos que no alcanzan la zona polar, con un moderado engrosamiento de la exina en sus márgenes y paralelos al contorno del grano en vista ecuatorial; poros circulares o ligeramente alargados, de hasta 4,5 µm de diámetro; grosor de la exina: 1,5 µm; columela visible; superficie de la exina marcadamente granulada.

Esta especie ha sido comúnmente identificada en el Hemisferio Norte. En concreto, se ha citado en el Paleógeno del sureste de Francia y Estados Unidos (Ollivier-Pierre, 1980; Jardine, 2011), el Eoceno de Alemania y Dinamarca (Willumsen, 2004; Riegel *et al.*, 2015), el Mioceno de Polonia y Alemania (Stuchlik, 1964; Thiele-Pfeiffer, 1980; Ziemińska-



Tworzydło *et al.*, 1994) y el Plioceno de Alemania (Thomson & Pflug, 1953). A menudo se ha considerado una subespecie de *Tricolporopollenites kruschii* (Potonié) Thomson & Pflug. Hemos podido constatar su presencia en As Pontes en el nivel A $\alpha$ -1.

*Nyssapollenites contortus* (Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953) Nagy 1985

Lám. 21, figs. 6-7

1953 – *Tricolporopollenites kruschi* (Potonié) Pflug & Thomson subsp. *contortus* Pflug & Thomson; Thomson & Pflug, p. 104, lám. 13, figs. 34–38, 41, 43, 44.

1985 – *Nyssapollenites contortus* (Pflug & Thomson) Nagy 1985, p. 161.

2002 – *Nyssapollenites kruschii* (Potonié) Simoncsics; Cavagnetto, p. 177.

Granos de polen tricolporados, subprolotos o prolotos; *apocolpium* de contorno a veces cóncavo en vista ecuatorial, que se estrecha hacia las áreas polares; longitud del eje polar: 27–35  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 19–27  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,2–1,5; colpos estrechos que no alcanzan la zona polar, terminados de forma apuntada, con un moderado engrosamiento de la exina en sus márgenes y paralelos al contorno del grano en vista ecuatorial; poros circulares o ligeramente llongados, de hasta 3,5  $\mu\text{m}$  de diámetro; espesor de la exina de unas 1,5  $\mu\text{m}$ ; columela visible; superficie de la exina marcadamente granulada.

*N. contortus* es una especie común en el Cenozoico del Hemisferio Norte. Al igual que *N. accessorius* fue considerada una subespecie de *T. kruschii*. Ha sido identificada en el Priaboniense del sur de Estados Unidos (Frederiksen, 1980) y el Mioceno de Hungría y Polonia (Nagy, 1969, 1985; Stuchlik *et al.*, 2014). Hemos podido confirmar su presencia en los niveles E-2, A-7, A-8 y  $\alpha$ -5.

*Nyssapollenites pseudocruciatus* (Potonié 1931) Thiergart 1938 ex Potonié 1960

Lám. 21, figs. 1-2, 5

1931 – *Pollenites pseudocruciatus* Potonié, p. 332, lám. 1, fig. 10.

1938 – *Nyssa - Pollenites pseudocruciatus* Potonié; Thiergart, p. 322, lám. 25, figs. 32, 34.

1960 – *Nyssapollenites* (al. *Pollenites*) *pseudocruciatus* (Potonié) Thiergart; Potonié, p. 103.

Granos de polen tricolporados, oblato-esferoidales; en vista ecuatorial, contorno prácticamente circular; en vista polar, contorno circular; longitud del eje polar: 34–38,5  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 35–39  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 0.9–1,0; colpos estrechos que no alcanzan la zona polar, terminados de forma apuntada, con un moderado engrosamiento de la exina en sus márgenes y paralelos al contorno del grano en vista ecuatorial; poros circulares o

ligeramente lalongados, de hasta 6,5  $\mu\text{m}$  de diámetro; grosor de la exina de unas 1,5  $\mu\text{m}$ ; columela visible; superficie de la exina marcadamente granulada.

*N. pseudocruciatus* es común en el Cenozoico del Hemisferio Norte. Se ha identificado en el Eoceno de Alemania (Potonié, 1960), Mioceno Medio de Polonia (Worobiec & Szulc, 2010) y Mioceno Superior de España y Polonia (Barrón, 1996; Kohlman-Adamska *et al.*, 2004). En As Pontes hemos podido confirmar su presencia en los niveles C-B, A-1, A-3, A-7,  $\beta$ -4 y  $\beta$ -9.

Orden **Ericales** Dumort, 1829

Familia **Cyrillaceae** Endl. 1841

Género ***Cyrillaceapollenites*** (Mürriger & Pflug 1951) emend. Potonié 1960

*Cyrillaceapollenites brühlensis* (Thomson en Potonié, Thomson & Thiergart 1950)

Durska en Stuchlik *et al.* 2014

Lám. 18, figs. 15-18

1950 – *Pollenites cingulum brühlensis* Thomson; Potonié *et al.*, p. 56, lám. B, figs. 32–33.

2002 – *Scabratricolporites* asp. *pseudolaesus* subsp. 5 Sontag; Cavagnetto, p. 176, lám. 11, figs. 4–5.

2014 – *Cyrillaceapollenites brühlensis* (Thomson en Potonié, Thomson & Thiergart) Durska; Stuchlik *et al.*, p. 103, lám. 87, figs. 35–45, 49–52; lám. 88, fig. 3.

Granos de polen tricolporados, oblato-esferoidales o suboblatos; contorno circular o casi circular en vista polar; longitud del eje polar: 18–22  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 15–25  $\mu\text{m}$ ; colpos largos que no llegan a unirse en los polos, terminados de forma más o menos apuntada; colpos marcadamente doblados en el ecuador formando un ángulo obtuso; márgenes de los colpos engrosados; poros marcadamente prominentes, alargados en la dirección del eje ecuatorial; diámetro máximo de los poros: 4–7  $\mu\text{m}$ ; exina de 1–2  $\mu\text{m}$  de grosor y superficie psilada o ligeramente escábrida; presencia de un abultamiento de la exina de forma trilobada situada entre el área polar y el contorno ecuatorial.

*C. brühlensis* que se encuentra de manera común en el Cenozoico europeo, ha sido citada en el Eoceno de Alemania (Thomson & Pflug, 1953), desde el Lutetiense al Rupeliense en la Cuenca de París (Châteauneuf, 1980), y en el Mioceno de Hungría y Polonia (Nagy, 1969,

1985; Worobiec, 2009). Los granos de *C. brühlensis* son similares a los de varios géneros actuales de las familias paleotropicales Cyrillaceae y Clethraceae, que están integradas por especies que habitan regiones tropicales y subtropicales de Norteamérica, Sudamérica, Asia y Macaronesia. En As Pontes, los granos de polen de esta especie no se han diferenciado de los de *C. megaexactus* en los recuentos polínicos ya que poseen una forma tan solo ligeramente más oblata (ratio P/E menor). En la práctica, debido a las distintas posiciones en las que fosilizan estos granos, resulta complicado diferenciar ambas especies, razón por la que se han incluido en el complejo informal *C. brühlensis-megaexactus*. Se han identificado 48.469 especímenes repartidos en todos los niveles de la secuencia. Se trata del taxón dominante en muchos de los niveles estudiados, especialmente en los de la base de la sucesión (niveles J-2, J-5 y J-6) en donde superan el 90% del conjunto palinológico.

*Cyrillaceapollenites exactus* (Potonié 1931) Potonié 1960

Lám. 18, fig. 19; Lám. 19, figs. 1-3

1931 – *Pollenites exactus* Potonié, p. 26, lám. 1, fig. V49b.

1960 – *Cyrillaceapollenites* (al. *Pollenites*) *exactus* (Potonié) Potonié, p. 102.

Granos de polen tricolporados, oblato-esferoidales o prolato-esferoidales; contorno circular o subcircular en vista polar; longitud del eje polar: 11–16  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 11–14  $\mu\text{m}$ ; colpos largos que no llegan a unirse en los polos y que en el ecuador se encuentran marcadamente doblados formando un ángulo obtuso; poros circulares o ligeramente alargados, de 1–2  $\mu\text{m}$  de diámetro; exina de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de grosor, engrosada en los márgenes de los colpos; superficie de la exina psilada.

*C. exactus* ha sido identificada en sedimentos paleógenos de Hungría y Turquía (Kedves, 1978; Akgün *et al.*, 2002), y en el Neógeno de Hungría y Polonia (Nagy, 1985; Kohlman-Adamska, 1993; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994). En As Pontes se han identificado 275 ejemplares distribuidos en 42 niveles a lo largo de toda la sucesión. Llega a ser común en B-1.

*Cyrillaceapollenites megaexactus* (Potonié 1931) Potonié 1960

Lám. 18, figs. 11-14

1931 – *Pollenites megaexactus* Potonié, p. 26, lám. 1, fig. V24b.

1960 – *Cyrillaceapollenites megaexactus* (Potonié) Potonié, p. 102.

2002 – *Psilatricolporites megaexactus* (Potonié) Roche & Schuler; Cavagnetto, p. 176.  
 2002 – *Scabratricolporites* asp. *pseudolaesus* subsp. 1 Sontag; Cavagnetto, p. 176, lám. 11, figs. 1–2.  
 2002 – *Tricolporopollenites ludensis* Gruas-Cavagnetto; Cavagnetto, p. 177, lám. 12, figs. 5–7.

Granos de polen con caracteres morfológicos prácticamente iguales a los de la especie *C. exactus*, de la que se diferencia por su mayor tamaño, con una longitud del eje polar de 19–26 µm y una longitud del eje ecuatorial de 20–25 µm.

*C. megaexactus* es una especie común en el Cenozoico europeo. Ha sido citada en sedimentos paleógenos de Alemania (Thomson & Pflug, 1953) y neógenos de Polonia y Alemania (Stuchlik, 1964; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Thiele-Pfeiffer, 1980). En As Pontes, los granos de polen de esta especie se han agrupado junto a los de *C. brühlensis* en el complejo *C. brühlensis/megaexactus* (ver *C. brühlensis*).

Familia **Ebenaceae** Gürke 1891

Género ***Diospyrospollenites*** Skawińska en Ziemińska-Tworzydło et al. 1994

*Diospyrospollenites ovalis* (Tarasevich 1980) Skawińska en Ziemińska-Tworzydło et al.  
 1994

Lám. 19, fig. 29

1980 – *Diospyros ovalis* Tarasevich, p. 381, lám. 1, figs. 4, 6–8.  
 1994 – *Diospyrospollenites ovalis* (Tarasevich) Skawińska; Ziemińska-Tworzydło et al., p. 23, lám. 13, figs. 3–4.  
 2002 – *Psilatricolporites* sp., Ebenaceae, *Diospyros*; Cavagnetto, p. 176.

Granos de polen tricolporados, subprolotos; longitud del eje polar de unas 38 µm; longitud del eje ecuatorial de alrededor de 29 µm; colpos ligeramente más estrechos en los extremos polares en donde adquieren una forma redondeada, dispuestos paralelamente al contorno del grano de polen; presencia de engrosamientos de la exina en sus márgenes; poros de forma elíptica, de 5–6 µm de diámetro; exina de 1–1,5 µm de grosor; nexina y sexina de aproximadamente el mismo grosor (0,5–0,7 µm); superficie de la exina psilada.

Esta especie que es muy rara en el Cenozoico, ha sido solamente citada en el Mioceno de Polonia (Ziemińska-Tworzydło et al., 1994). Los granos de polen estudiados poseen una morfología similar a la del género de origen paleotropical *Diospyros* L., que incluye árboles,

tanto deciduos como perennifolios, que habitan en zonas tropicales y subtropicales de ambos hemisferios. Se ha identificado un único espécimen en el nivel A-3.

Familia **Ericaceae** Juss. 1789

Género ***Ericipites*** Wodehouse 1933

*Ericipites callidus* (Potonié 1931) Krutzsch 1970

Lám. 32, figs. 11-12

1931 – *Pollenites callidus* Potonié, p. 332, lám. 2, figs. 24, 27.

1970 – *Ericipites callidus* (Potonié) Krutzsch, p. 422, lám. 54, figs. 7–10.

2002 – *Ericipites callidus* (Potonié) Krutzsch; Cavagnetto, p. 179, lám. 16, fig. 9.

Granos de polen tricolporados, agrupados en tétradas con forma triangular convexa; longitud de la tétrada: 19–27  $\mu\text{m}$ ; colpos rectos y estrechos; poros circulares de alrededor de 1  $\mu\text{m}$  de diámetro, difícilmente visibles; grosor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina escábrida.

*E. callidus* es muy común en el Cenozoico europeo. Fue descrita en lignitos del Mioceno de Alemania (Potonié, 1931). Además, ha sido identificada en los trabajos del Eoceno de la Cuenca de París, Italia, Dinamarca y Alemania (Gruas-Cavagnetto, 1968, 1974a; Willumsen, 2004; Lenz *et al.*, 2011), Oligoceno de Bélgica y Eslovenia (Roche & Schuler, 1976; Bruch, 1998) y Mioceno de Polonia, Hungría, Alemania, Eslovaquia y República Checa (Ziemińska-Tworzydło, 1974; Thiele-Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985; Planderová, 1990; Kováčová *et al.*, 2011). De acuerdo con Stuchlik *et al.* (2014), esta especie se puede relacionar con los géneros *Calluna* Salib. y *Vaccinium* L., que habitan regiones templadas de Europa, África y Oeste de Asia. En As Pontes han aparecido 183 especímenes repartidos por 55 niveles a lo largo de toda la secuencia.

*Ericipites ericius* (Potonié 1931) Potonié 1960

Lám. 32, figs. 16-19

1931 – *Pollenites ericius* Potonié, p. 332, lám. 2, fig. 25.

1960 – *Ericipites* (al. *Pollenites*) *ericius* (Potonié) Potonié, p. 138.

2002 – *Ericipites ericius* (Potonié) Potonié; Cavagnetto, p. 179, lám. 16, figs. 5–6.

Granos de polen tricolporados, agrupados en tétradas con forma triangular redondeada, a veces, casi circular; longitud de la tétrada: 31–44  $\mu\text{m}$ ; colpos rectos y estrechos; poros circulares de 2–3  $\mu\text{m}$  de diámetro; espesor de la exina: 1,5–2,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina escábrida o granulada.

*E. ericius* es una especie común en el Cenozoico europeo. Como la especie anterior, se describió en lignitos del Mioceno de Alemania (Potonié, 1931) y, posteriormente, se ha citado en el Eoceno de la Cuenca de París (Gruas-Cavagnetto, 1974b; Châteauneuf, 1980), el Oligoceno de Bélgica y Eslovenia (Roche & Schuler, 1976; Bruch, 1998) y el Mioceno de Alemania, Polonia y Hungría (Potonié, 1960; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Thiele-Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985; Słodkowska, 2009). Además de con los géneros citados en la especie anterior, Stuchlik *et al.* (2014) relacionan a *E. ericius* con *Daboecia* D. Don. Se han identificado 608 especímenes que han aparecido en 90 niveles a lo largo de toda la sucesión.

#### Familia **Sapotaceae** Juss. 1789

#### Género ***Sapotaceoidapollenites*** Potonié, Thomson & Thiergart 1950 ex Potonié 1960

Los especímenes tetracolporados que presentan afinidad con la familia paleotropical Sapotaceae y que no han podido ser atribuidos con seguridad a ninguna de las especies del género, han sido agrupados en el taxón *Sapotaceoidapollenites* spp. en el estudio cuantitativo de esta Memoria, al cual hemos atribuido 405 ejemplares, que han aparecido en 78 niveles a lo largo de toda la sucesión. Además de este taxón, se han identificado seis especies diferentes que se describen a continuación.

#### *Sapotaceoidapollenites abditus* (Pflug en Thomson & Pflug 1953) Nagy 1969

Lám. 31, fig. 25

1953 – *Tetracolporopollenites abditus* Pflug; Thomson & Pflug, p. 108, lám. 14, figs. 100–101.

1969 – *Sapotaceoidapollenites abditus* (Pflug) Nagy, p. 449, lám. 50, figs. 14, 22, 23.

2002 – *Sapotaceoidapollenites* cf. *abditus* (Pflug) Nagy; Cavagnetto, p. 179, lám. 14, fig. 8; lám. 15, fig. 11.

Granos de polen tetracolporados, prolatos; longitud del eje polar: 20–22  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 10–12  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,8–2; contorno ecuatorial cóncavo debido a una ligera constricción a la altura de los poros; colpos rectos o ligeramente doblados a la altura de los

poros, que no alcanzan la zona polar; grosor de la exina: 1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina psilada.

*S. abditus* fue descrita en materiales eocenos de Alemania (Thomson & Pflug, 1953). Posteriormente, ha sido escasamente identificada, apareciendo en el Eoceno y Oligoceno de Turquía (Akkiraz & Akgün, 2005; Akgün *et al.*, 2007; Akkiraz *et al.*, 2007) y el Mioceno de Hungría (Nagy, 1969). Hemos identificado tres especímenes en los niveles DC-1, C-2 y C-5.

*Sapotaceoidapollenites manifestus* (Potonié 1931) Potonié, Thomson & Thiergart 1950 ex  
Potonié 1960

Lám. 31, figs. 26-27

1931 – *Pollenites manifestus* Potonié, p. 5, lám. 1, fig. 30.

1950 – *Sapotaceoidapollenites manifestus* Potonié; Potonié *et al.*, p. 62, lám. B, figs. 60–61.

1960 – *Sapotaceoidapollenites* (al. *Pollenites*) *manifestus* (Potonié) Potonié, Thomson & Thiergart; Potonié, p. 109.

2002 – *Sapotaceoidapollenites manifestus* (Potonié) Potonié; Cavagnetto, p. 179.

Granos de polen tetracolporados, prolatos; longitud del eje polar: 22–45  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 14–22  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,5–1,9; colpos estrechos, rectos o ligeramente doblados a la altura de los poros, que se aproximan a la zona polar sin llegar a alcanzarla, dotados de ligeros engrosamientos de la exina en sus márgenes; poros lalongados, de hasta 8  $\mu\text{m}$  de longitud ecuatorial; grosor de la exina: 1,5–2,5  $\mu\text{m}$ ; superficie psilada o ligeramente escábrida.

Esta especie es muy similar a *Sapotaceoidapollenites microellipsus* (Pflug en Thomson & Pflug 1953) Nagy 1985, de la cual difiere por su mayor tamaño. En la práctica, resulta complicado diferenciar ambas especies ya que sus rangos de tamaño se solapan. Por ello, los especímenes de menor tamaño que hemos atribuido a esta especie podrían ser considerados también como *S. microellipsus*. *S. manifestus* ha sido identificada en el Eoceno de Alemania y Francia (Thomson & Pflug, 1953; Potonié, 1960; Gruas-Cavagnetto, 1978), Oligoceno de Alemania (Bruch, 1998), Mioceno de Polonia (Stuchlik, 1964; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994) y Mioceno Medio de la República Checa (Planderová, 1990). En As Pontes hemos encontrado 113 especímenes en 44 niveles, desde la secuencia de lignitos J hasta el techo de la sucesión.

*Sapotaceoidapollenites cf. microellipsus* (Pflug en Thomson & Pflug 1953) Nagy 1985

Lám. 31, figs. 5, 10

1953 – *Tetracolporopollenites microellipsus* Pflug; Thomson & Pflug, p. 109, lám. 14, figs. 113–114.

1985 – *Sapotaceoidapollenites microellipsus* (Pflug) Nagy, p. 191, lám. 109, fig. 3.

2002 – *Sapotaceoidapollenites microellipsus* (Pflug) Nagy; Cavagnetto, p. 179.

Granos de polen tetracolporados, prolatos; longitud del eje polar: 20–25  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 15–19  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,3–1,5; colpos estrechos, rectos o ligeramente arcuados que no alcanzan la zona polar, dotados de un ligero engrosamiento de la exina en sus márgenes; poros lalongados, de hasta 5  $\mu\text{m}$  de longitud ecuatorial; grosor de la exina: 1,5–2,5  $\mu\text{m}$ ; superficie psilada o escábrida.

Los ejemplares estudiados presentan una exina significativamente más gruesa de lo que se indica en la descripción original de *S. microellipsus*. Por esto y por su parecido con *S. manifestus*, descrita anteriormente, se atribuyen con duda a *S. microellipsus*. Los especímenes de esta especie son particularmente comunes en el nivel I-3. *S. microellipsus* se ha encontrado raramente en el Terciario europeo. Aparece en sedimentos cenozoicos de Alemania (Thomson & Pflug, 1953) y en el Mioceno de Hungría y Polonia (Nagy, 1985; Stuchlik *et al.*, 2014). En As Pontes los granos atribuidos a esta especie se han incluido dentro de los de *Tetracolporopollenites cf. boureaui* Gruas-Cavagnetto, especie de la que se hablará más adelante, debido a la similitud de ambas y la dificultad de diferenciar de un modo sistemático cada uno de los granos encontrados. *S. microellipsus* tiene un tamaño ligeramente mayor y es más prolato que *T. boureaui*. En As Pontes se han identificado 790 ejemplares de ambas especies, que se reparten en 67 niveles a lo largo de toda la sucesión, aunque de manera más abundante en la parte basal de la misma.

*Sapotaceoidapollenites obscurus* (Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953) Nagy

1969

Lám. 31, figs. 1-2

1953 – *Tetracolporopollenites obscurus* Pflug & Thomson; Thomson & Pflug, p. 108, lám. 14, figs. 86–88, 92–93, 95–96.

1969 – *Sapotaceoidapollenites obscurus* (Pflug & Thomson) Nagy, p. 448, lám. 50, fig. 15.

2002 – *Sapotaceoidapollenites obscurus* (Pflug & Thomson) Nagy; Cavagnetto, p. 179.



Granos de polen tetracolporados, subprolotos de contorno ecuatorial elíptico; longitud del eje polar: 28–35  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 22,5–30  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E de alrededor de 1,2; colpos estrechos, rectos o ligeramente doblados a la altura del poro, que no alcanzan la zona polar, con un ligero engrosamiento de la exina en sus márgenes; poros lalongados, de aproximadamente 6  $\mu\text{m}$  de longitud ecuatorial, agrupados en pares; *fastigium* unido en los poros de los colpos adyacentes; grosor de la exina: 1,5–2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina psilada o ligeramente escábrida.

*S. obscurus* ha sido identificada en el Thanetiense de Inglaterra (Gruas-Cavagnetto, 1976), Eoceno de Alemania (Thomson & Pflug, 1953), Oligoceno de Eslovenia (Bruch, 1998) y Mioceno Medio de Hungría y Polonia (Nagy, 1969; Stuchlik *et al.*, 2014). Se han identificado 13 ejemplares distribuidos en diez niveles desde la secuencia de lignitos H hasta la  $\delta$ .

*Sapotaceoidapollenites rotundus* Nagy 1969

Lám. 31, figs. 6-7

1969 – *Sapotaceoidapollenites rotundus* Nagy, p. 451, lám. 50, figs. 16–17, 24.

2002 – *Sapotaceoidapollenites rotundus* Nagy; Cavagnetto, p. 179, lám. 15, figs. 9–19, 14–15.

Granos de polen tetracolporados o pentacolporados, prolato-esferoidales, de contorno ecuatorial elíptico o casi circular; longitud del eje polar: 25–29  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 24–27  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,0–1,1; colpos rectos y estrechos que no alcanzan la zona polar, de 13–19  $\mu\text{m}$  de longitud, sin engrosamientos significativos de la exina en sus márgenes; poros lalongados, de 6–6,5  $\mu\text{m}$  de longitud ecuatorial, dotados de *fastigium*; grosor de la exina de unas 1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina psilada o ligeramente escábrida.

Esta especie presenta su localidad tipo en Zengóvárkony (Hungría), donde fue descrita en materiales tortonienses (Nagy, 1969). Además, ha sido citada en el Mioceno Medio de la República Checa y Polonia (Planderová, 1990; Worobiec, 2009). En As Pontes han sido identificados seis especímenes en los niveles E-1, A-3, A-4, A-8 y A $\alpha$ -2.

*Sapotaceoidapollenites?* sp. 1

Lám. 31, figs. 21-24

Granos de polen tricolporados o tetracolporados (excepcionalmente pentacolporados), prolato-esferoidales, más raramente subprolotos; longitud del eje polar: 40–45  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 34–44  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1–1,2; colpos rectos y estrechos de 22–32  $\mu\text{m}$  de longitud, que no alcanzan la zona polar y con un marcado engrosamiento de la exina en sus márgenes; poros marcadamente lalongados, de 7–9  $\mu\text{m}$  de longitud ecuatorial; grosor de la exina: 1,8–2,8  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina psilada, con presencia en vista ecuatorial a la altura de los poros de unas características estriaciones paralelas al eje polar, o una ligera granulación.

El hecho de poseer frecuentemente tres colpos en lugar de cuatro, como es habitual en los granos de la familia Sapotaceae, nos hace atribuir con reservas esta forma al género *Sapotaceoidapollenites*. Hemos identificado 19 ejemplares que aparecen en 13 niveles de las secuencias de lignitos I, E, C, B y A.

Género *Tetracolporopollenites* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

*Tetracolporopollenites sapotoides* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

Lám. 31, figs. 8-9

1953 – *Tetracolporopollenites sapotoides* Pflug & Thomson; Thomson & Pflug, p. 110, lám. 15, figs. 6–12.

2002 – *Sapotaceoidapollenites sapotoides* (Pflug) Potonié; Cavagnetto, p. 179, lám. 15, fig. 19.

Granos de polen tetracolporados, prolotos o subprolotos; contorno ecuatorial elíptico; longitud del eje polar: 29–36  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 22–27  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,3; colpos arcuados, estrechos que se acercan a la zona polar, pero no llegan a alcanzarla, con engrosamientos de la exina en sus márgenes; poros lalongados, de hasta 6  $\mu\text{m}$  de longitud ecuatorial; grosor de la exina: 1,5–2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina escábrida o ligeramente averrugada.

*T. sapotoides* es una especie que se encuentra de forma común a lo largo de todo el Cenozoico europeo. Aparece en el Eoceno de Alemania, de la Cuenca de París, Dinamarca y España (Thomson & Pflug, 1953; Châteauneuf, 1980; Willumsen, 2004; Solé de Porta *et al.*, 2007; Lenz *et al.*, 2011), el Oligoceno de Polonia, Eslovenia y Alemania (Grabowska, 1965; Bruch, 1998; Pross *et al.*, 2001; Herrman, 2007) y el Mioceno de Polonia, Hungría,

Turquía y Bélgica (Ziemińska-Tworzydło, 1974; Nagy, 1985; Sancay, 2005; Roche *et al.*, 2008). Stuchlik *et al.* (2014) han sugerido su afinidad con el género paleotropical *Mimusops* L., aunque no se pueden descartar otras relaciones dentro de la familia Sapotaceae. Los especímenes de *T. sapotoides* se han contabilizado en esta Tesis dentro del taxón *Sapotaceoidapollenites* spp. debido a que un importante número de ellos presentan características transicionales hacia diferentes especies del citado género. La presencia de *T. sapotoides* se ha podido confirmar en los niveles J-3, F-1, F-2, F-4, E-1, E-3, E-4, A-3, A-4, A-7,  $\beta$ -2 y  $\beta$ -7.

### Familia **Symplocaceae** Desf. 1820

#### Género ***Symplocoipollenites*** Potonié 1951 ex Potonié 1960

Este género incluye granos de polen oblatos y tricolporados, con colpos de longitud siempre menor en vista polar que la mitad de la distancia entre el centro de las caras polares y los ápices. Se puede relacionar con el género de origen paleotropical *Symplocos* Jaquin, que cuenta con más de 300 especies distribuidas en zonas tropicales y subtropicales del Sudeste asiático.

El principal carácter diagnóstico empleado en la identificación de las distintas especies de *Symplocoipollenites* es la ornamentación de la superficie de la exina, que puede ser psilada, escábrida, rugulada, granulada, averrugada, baculada y/o gemada. La ornamentación de la superficie en un mismo espécimen es variable y puede combinar algunos de estos elementos dando lugar a formas de transición entre unas especies y otras, haciendo que la identificación al microscopio óptico de algunos especímenes resulte compleja.

*Symplocoipollenites calauensis* (Kruttsch 1961) Grabowska en Stuchlik *et al.* 2014

Lám. 17, figs. 19-20

1961 – *Porocolpopollenites calauensis* Kruttsch, p. 318, lám. 4, figs. 94–98.

2014 – *Symplocoipollenites calauensis* Grabowska; Stuchlik *et al.*, p. 122, lám. 106, figs. 2–4.

Granos de polen oblatos, tricolporados, de contorno triangular-redondeado en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 31–37  $\mu$ m; colpos cortos, de longitud en vista polar menor de 1/3 de la distancia del centro de las caras polares a los ápices; poros circulares de

aproximadamente 2  $\mu\text{m}$  de diámetro, provistos de *endoannulus* de 2–3  $\mu\text{m}$  de grosor. En los poros, la parte interna de la exina está separada de la externa, dando lugar a un *fastigium* de hasta 10  $\mu\text{m}$  de longitud. Espesor de la exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina básicamente gemada, con elementos esculturales heterogéneamente dispersos por la superficie del grano.

*S. calauensis* ha sido identificada en el Paleógeno de Francia (Ollivier-Pierre, 1980) y Neógeno de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2014). En los estudios numéricos de esta Tesis, se ha agrupado junto con *Symplocoipollenites maurus*, debido a las dificultades para diferenciar ambas especies al microscopio óptico. En total, se han identificado 210 especímenes en 74 niveles. Concretamente, la presencia de *S. calauensis* se ha podido confirmar en A-5 y F-4.

*Symplocoipollenites maurus* (Doktorowicz-Hrebicka 1960) Ziemińska-Tworzydło 1994  
Lám. 17, figs. 17-18, 21-22

1960 – *Symplocos* – *Pollenites vestibulum* Potonié forma *maurus* Doktorowicz-Hrebicka, p. 111, lám. 43, fig. 227.

1994 – *Symplocoipollenites maurus* (Doktorowicz-Hrebicka) Ziemińska-Tworzydło; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, p. 30, lám. 18, figs. 3–4.

2002 – *Porocolpopollenites orbiformis* Pflug & Thomson; Cavagnetto, p. 173, lám. 8, figs. 10–11.

Granos de polen oblatos, tricolporados, de contorno triangular, con zonas interaperturales convexas en vista polar; colpos cortos, de longitud menor a 1/3 de la distancia del centro de las caras polares a los ápices; longitud del eje ecuatorial: 30–33  $\mu\text{m}$ ; poros circulares de 3–4  $\mu\text{m}$  de diámetro, provistos de *endoannulus* de aproximadamente 2  $\mu\text{m}$  de grosor. En los poros, la parte interna de la exina está separada de la externa dando lugar a un *fastigium* de hasta 8  $\mu\text{m}$  de longitud. Espesor de la exina de hasta 2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina marcadamente averrugada.

Esta especie se ha encontrado de forma poco común en el Mioceno de Polonia y Bulgaria (Ziemińska-Tworzydło, 1974; Ivanov, 1995). Ivanov (1995) sugirió que quizás podría compararse con *Symplocos myrtacea* Siebold & Zucc. y *S. paniculata* Miq. Como hemos indicado anteriormente, en los estudios numéricos de esta Memoria, se ha agrupado junto con *S. calauensis*. La presencia de *S. maurus* se ha constatado en los niveles L-3, H-11, F-2, B-A, A-3, A-4, A $\alpha$ -3,  $\alpha$ -5,  $\beta$ -3,  $\beta$ -9 y  $\varepsilon$ -1.

*Symplocoipollenites rarobaculatus* (Thiele-Pfeiffer 1980) Ashraf & Mosbrugger 1996

Lám. 17, figs. 23-24

1980 – *Porocolpopollenites rarobaculatus* Thiele-Pfeiffer, p. 135, lám. 9, figs. 18–25.

1996 – *Symplocoipollenites rarobaculatus* (Thiele-Pfeiffer) Ashraf & Mosbrugger, p. 51, lám. 8, fig. 15.

Granos de polen oblatos, tricolporados, de contorno triangular redondeado en vista polar; colpos cortos, a menudo difíciles de apreciar; longitud del eje ecuatorial: 28–32  $\mu\text{m}$ ; poros circulares, ligeramente prominentes, de hasta 3  $\mu\text{m}$  de diámetro. En los poros, la parte interna de la exina está separada de la externa dando lugar a un *fastigium* de hasta 10  $\mu\text{m}$  de longitud. Poros provistos de *annulus*, de 1–3  $\mu\text{m}$  de espesor; exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina baculada, a veces con algunas gemas; longitud máxima de las báculas: 3–4  $\mu\text{m}$ .

Esta especie es muy similar a *S. calauensis*, de la que se diferencia por tener un contorno más triangular (menos redondeado), un *annulus* más estrecho y la superficie de la exina baculada en lugar de gemada. En As Pontes aparecen especímenes que presentan características intermedias entre ambas especies: *annulus* de 2–3  $\mu\text{m}$  y forma redondeada. Incluso, algunos especímenes presentan una superficie con báculas y gemas al mismo tiempo. *S. rarobaculatus* ha sido identificada en sedimentos eocenos de la Cuenca de París (Châteauneuf, 1980) y miocenos de Alemania y Bulgaria (Thiele-Pfeiffer, 1980; Ashraf & Mosbrugger, 1996; Ivanov, 2004). Se asemeja a los granos de la especie actual *Symplocos lenormandiana* Brong & Gris (Meijden, 1970). En total se han contabilizado diez especímenes en los niveles F-3, F-4, E-5, A-1,  $\beta$ -12,  $\delta$ - $\epsilon$ ,  $\epsilon$ -1,  $\epsilon\phi$ -1,  $\phi$ -1 y  $\phi$ -5.

*Symplocoipollenites triangulus* (Potonié 1931) Potonié 1951 ex Potonié 1960

Lám. 17, fig. 13

1931 – *Pollenites triangulus* Potonié, p. 329, lám. 2, fig. 9.

1951 – *Symplocoipollenites triangulus* Potonié; Potonié, lám. 21, fig. 164.

1960 – *Symplocoipollenites triangulus* (Potonié) Potonié, p. 107.

2002 – *Porocolpopollenites triangulus* (Potonié) Thomson & Pflug; Cavagnetto, p. 173.

Granos de polen oblatos, tricolporados, de contorno triangular, con zonas interaperturales rectas o ligeramente convexas en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 25–30  $\mu\text{m}$ ; colpos cortos, de longitud en vista polar menor de 1/3 de la distancia del polo a los ápices; poros provistos de un *endoannulus* estrecho. En los poros, la parte interna de la exina está separada

de la externa dando lugar a un *fastigium* de hasta 6  $\mu\text{m}$  de longitud. Grosor de la exina: 1–2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina casi psilada, en algunos casos, algo escábrida.

Esta especie fue detectada por primera vez en lignitos miocenos de Alemania (Potonié, 1931). Posteriormente, ha sido identificada en el Oligoceno–Mioceno de Alemania (Thomson & Pflug, 1953) y Mioceno de Hungría, Polonia y Bulgaria (Nagy, 1969; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Nagy, 1985; Ivanov, 2004). Ivanov (1995) sugirió una posible relación con la actual *Symplocos tinctoria* (L.) L'Hérit. En As Pontes, se ha agrupado en los estudios numéricos junto a *S. vestibulum* debido a sus similitudes morfológicas. Se han contabilizado 74 ejemplares en 30 niveles, a partir del nivel H-G hasta el techo de la secuencia. Siempre que se ha encontrado, *S. triangulus* ha aparecido de forma puntual. Concretamente, la presencia de esta especie se ha podido confirmar en DC-3,  $\alpha$ -2,  $\delta$ -2 y  $\delta$ -5.

*Symplocoipollenites vestibulum* (Potonié 1931) Potonié 1960

Lám. 17, figs. 14–16

1931 – *Pollenites vestibulum* Potonié, p. 329, lám. 2, fig. 23.

1960 – *Symplocoipollenites* (al. *Pollenites*) *vestibulum* (Potonié) Potonié, p. 106.

2002 – *Porocolpopollenites vestibulum* (Potonié) Thomson & Pflug; Cavagnetto, p. 173, lám. 8, figs. 14–17.

Granos de polen oblatos, tricolporados, de contorno triangular en vista polar, con zonas interaperturales rectas y ligeramente convexas o cóncavas; longitud del eje ecuatorial: 23–37  $\mu\text{m}$ ; colpos cortos, de longitud en vista polar menor a 1/3 de la distancia del polo a los ápices; poros provistos de *endoannulus*. En los poros, la parte interna de la exina está separada de la externa dando lugar a un *fastigium* de hasta 10  $\mu\text{m}$  de longitud. Exina de hasta 2,5  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina principalmente granulada, en algunos casos, rugulada.

*S. vestibulum* es una especie común en el Neógeno que fue detectada por primera vez en lignitos miocenos de Alemania (Potonié, 1931). Ha sido también citada en el Oligoceno de Alemania (Herrman, 2007) y el Mioceno de Alemania, Polonia, Hungría, Bulgaria, República Checa y China (Thomson & Pflug, 1953; Potonié, 1960; Stuchlik, 1964; Nagy, 1969; Thiele-Pfeiffer, 1980; Ashraf & Mosbrugger, 1996; Ivanov, 2004; Wang, 2006; Worobiec & Szulc, 2010; Kováčová *et al.*, 2011). Ivanov (1995) señaló la semejanza de esta especie con las actuales *Symplocos alata* Brand ex Diels y *S. crategioides* Ham.

Concretamente, *S. vestibulum* se ha identificado en los niveles F-2, A $\alpha$ -1, A $\alpha$ -2, A $\alpha$ -3,  $\beta$ -8,  $\beta$ -10,  $\varepsilon$ -1,  $\varepsilon\phi$ -3,  $\delta$ -1,  $\delta$ -5 y  $\phi$ -1.

## Lámidas

Orden incierto

Familia **Icacinaceae** Miers 1851

Género ***Compositoipollenites*** Potonié 1960

*Compositoipollenites minimus* Krutzsch & Vanhoorne 1977

Lám. 16, figs. 36-40

1977 – *Compositoipollenites minimus* Krutzsch & Vanhoorne, p. 63, lám. 26, figs. 23–24.

Granos de polen tricolporados, esferoidales de contorno casi circular en vista polar; longitudes de los ejes polar y ecuatorial, muy similares, de 15–20  $\mu\text{m}$ ; colpos cortos, de unas 6  $\mu\text{m}$  de longitud, difícilmente apreciables; poros circulares, de 1,5–2  $\mu\text{m}$  de diámetro; espesor de la exina: 0,5–1  $\mu\text{m}$ ; exina densa e irregularmente equinada; espinas de 0,5  $\mu\text{m}$  de grosor en la base y hasta 1  $\mu\text{m}$  de longitud; ornamentación entre los elementos esculturales psilada.

*C. minimus* se ha citado raramente en el Cenozoico europeo. Fue descrita en materiales del Thanetiense de Bélgica (Krutzsch & Vanhoorne, 1977). Ha sido identificada en el Ypresiense de la Cuenca de París (Kedves, 1970) y el Eoceno Medio de Turquía y Alemania (Akkiraz *et al.*, 2007; Lenz *et al.*, 2011), relacionándose de manera general con la familia Icacinaceae. En As Pontes hemos encontrado ocho ejemplares en cinco niveles de la mitad inferior de la sucesión: L-2, J-1, J-2, J-4 y E-3.

*Compositoipollenites rhizophorus* (Potonié 1934) Potonié 1951 ex Potonié 1960

Lám. 16, figs. 37-39

1934 – *Pollenites rhizophorus* Potonié, p. 94, lám. 5, fig. 25.

1951 – *Compositoipollenites rhizophorus* Potonié; Potonié, lám. 21, fig. 182.

1960 – *Compositoipollenites* (al. *Pollenites*) *rhizophorus* (Potonié) Potonié, p. 105.

Granos de polen tricolporados, esferoidales de contorno casi circular en vista polar; longitud del eje polar: 18–28  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial muy similar; colpos cortos, de aproximadamente 7,5  $\mu\text{m}$  de longitud, difícilmente apreciables; poros circulares o ligeramente alargados, de aproximadamente 4  $\mu\text{m}$  de diámetro; espesor de la exina: 1,5  $\mu\text{m}$ ; exina columelada, densamente equinada; espinas de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de grosor en la base y hasta 3,5  $\mu\text{m}$  de longitud, irregularmente distribuidas por la superficie; ornamentación entre los elementos esculturales psilada.

La mayor parte de los especímenes de As Pontes pueden atribuirse a la subespecie *C. rhizophorus rhizophorus* (Potonié 1934) Potonié 1960. Sin embargo, al menos uno de ellos, identificado en el nivel  $\beta$ -10, puede atribuirse a la subespecie *C. rhizophorus magnus* Krutzsch & Vanhoorne en razón de su mayor tamaño (31  $\mu\text{m}$ ) y la ornamentación granulada entre las espinas.

Esta especie se ha identificado de forma infrecuente en el Cenozoico europeo, concretamente en sedimentos del Thanetiense de Bélgica (Krutzsch & Vanhoorne, 1977) y Eoceno de Alemania (Thomson & Pflug, 1953; Potonié, 1960; Lenz *et al.*, 2011; Riegel *et al.*, 2015). Su estudio ha sugerido una posible relación con la familia Icacinaceae, en particular con los géneros de origen paleotropical *Polyporandra* Becc. e *Iodes* Blume. Hemos contabilizado 45 especímenes en 26 niveles a lo largo de toda la sucesión, que mayormente aparecen en la mitad superior de la misma.

Orden **Garryales** Lindl. 1833

Familia **Eucommiaceae** Engl. 1907

Género ***Eucommiapollis*** Menke 1976

*Eucommiapollis* aff. *minor* Menke 1976

Lám. 24, figs. 21-26

1976 – *Eucommiapollis minor* Menke, p. 29, lám. 12, figs. 9–18.

Granos de polen tetracolporados, en ocasiones tricolporados; heteropolares, con una importante variabilidad morfológica; prolatos; ratio P/E = 1,4; longitud del eje polar: 18–21  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 12–17  $\mu\text{m}$ ; colpos rectos que no alcanzan los polos; poros



poco patentes; exina de aproximadamente 1–1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina prácticamente lisa. Los ejemplares tetracolporados poseen dos colpos más cortos que los otros dos, mientras que los tricolporados tienen al menos un colpo más corto. A menudo, los colpos más cortos se disponen en una dirección diferente a los otros, causando una asimetría en el grano de polen.

Los poros de esta especie y otras relacionadas con el género actual *Eucommia* Oliv. son a menudo inapreciables. Esto llevó a Thomson & Pflug (1953) a crear la especie *Tricolpopollenites parmularis* para incluir granos de polen relacionados con Eucommiaceae que consideraban tricolpados. Observaciones posteriores a la creación de esta especie demostraron la presencia de poros en este tipo polínico (Kruttsch, 1959a). Los especímenes identificados en As Pontes tienen un tamaño que encaja en la especie *E. minor*, con la particularidad de que varios ejemplares se encuentran en un rango de tamaño menor y, de manera más importante, que la mayoría de especímenes tienen cuatro colpos, lo cual nos hace dudar de la atribución a esta especie. Estos granos son poco comunes en el Cenozoico de Europa. En particular, han sido citados en el Paleógeno de Hungría (Kedves, 1978) y el Neógeno de Polonia (Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Worobiec, 2014b). Presentan similitud con los actuales de *Eucommia ulmoides* Oliv., única especie del género, que tiene un origen arctoterciario. Se trata de árboles caducifolios que habitan regiones templadas del centro de China. En As Pontes se han identificado 92 especímenes distribuidos en 21 niveles prácticamente a lo largo de toda la sucesión, llegando a ser comunes en el nivel E-6.

*Eucommiapollis* sp. 1

Lám. 24, figs. 13-15, 17-20

Granos de polen tetracolporados, en ocasiones tricolporados e incluso pentacolporados; heteropolares en la mayor parte de los casos; subprolatos o prolato-esferoidales; longitud del eje polar: 18–22  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 16–20  $\mu\text{m}$ ; colpos rectos que no alcanzan los polos, con un notable engrosamiento de la exina en sus márgenes. Al menos uno de los colpos tiene una longitud menor al resto y normalmente se dispone en una dirección diferente, causando asimetría en el grano de polen; poros alargados; exina gruesa de 1,5–2,5  $\mu\text{m}$  de espesor, lo que confiere al grano de polen un aspecto oscuro; superficie de la exina de escábrida a casi lisa.

Por su parecido con la especie anteriormente descrita, estos granos de polen también pueden relacionarse con los del género *Eucommia*. Se han identificado 82 especímenes en 29 niveles, distribuidos prácticamente a lo largo de toda la sucesión. Este grano de polen llega a ser común en el nivel E-5.

Familia **Convolvulaceae** Juss. 1789

Género ***Perfotricolpites*** González-Guzmán 1967

*Perfotricolpites digitatus* González-Guzmán 1967

Lám. 29, figs. 21-23

1967 – *Perfotricolpites digitatus* González-Guzmán, p. 34, lám. 6, fig. 1.

2002 – *Tricolpopollenites* sp., Convolvulaceae; Cavagnetto, p. 175.

Granos de polen tricolpados, ocasionalmente tetracolpados, subprolato o prolato; longitud del eje polar: 28–40  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 19–28  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E=1,2–1,5; colpos rectos, de 18–23  $\mu\text{m}$  de longitud, con forma de elipse en la que los extremos del eje mayor terminan generalmente de forma apuntada, aunque a veces el grano fosiliza en vista polar siendo presionado en la dirección de este eje, en cuyo caso los bordes pueden aparecer más redondeados; índice del área polar: 0,35; exina de 1,5–2  $\mu\text{m}$  de grosor, más fina cerca de los colpos, lo cual se aprecia nítidamente en vista polar; exina marcadamente columelada; elementos de la columela ocasionalmente bifurcados en su parte distal; *tectum* fino con aspecto ondulado; superficie de la exina densa y regularmente perforada; perforaciones de 0,6–0,8  $\mu\text{m}$  de diámetro, más o menos uniformes en toda la superficie.

Esta especie no ha sido citada en el Cenozoico europeo ya que los granos de polen relacionados con Convolvulaceae han sido identificados usualmente con el nombre de la familia. Fue descrita en sedimentos del Eoceno Medio de Colombia (González-Guzmán, 1967) e identificada de manera relativamente común en estudios llevados a cabo en zonas tropicales y en el Hemisferio Sur. Cabe destacar las citas del Eoceno de Venezuela y Nigeria (donde aparece desde el Eoceno a la actualidad) (Germeraad *et al.*, 1968; Bankole *et al.*, 2014), Oligoceno de Nueva Zelanda (Pocknall, 1982) y Mioceno de Borneo y Sudán (Germeraad *et al.*, 1968; Eisawi & Schrank, 2008). Germeraad *et al.* (1968) señalaron su semejanza con el género paleotropical *Merremia* Dennst. ex Endl. También presenta claras

similitudes con otros como *Convolvulus* L. y *Cressa* L. (Reille, 1992, págs. 141–144), que tienen una distribución cosmopolita. Hemos contabilizado 25 ejemplares distribuidos en 19 niveles desde la secuencia de lignitos I hasta el techo de la sucesión.

## Orden **Lamiales**

### Familia **Lamiaceae** Martinov 1820

#### *Polycolpites* sp. 1

Grano de polen hexacolpado, de contorno casi circular en vista polar; longitud de eje ecuatorial: 20  $\mu\text{m}$ ; grosor de la exina: 1,2  $\mu\text{m}$ ; superficie microreticulada; lúmenes del retículo de 0,3–0,5  $\mu\text{m}$  de longitud.

El único ejemplar estudiado que se ha podido atribuir a este taxón se puede relacionar con varios géneros de la familia Lamiaceae. Ha sido encontrado en el nivel  $\delta$ -5.

### Familia **Oleaceae** Hoffmanns. & Link 1809

#### Género *Fraxinipollis* Słodkowska 2014

#### *Fraxinipollis* aff. *oblatus* Słodkowska en Stuchlik *et al.* 2014

Lám. 30, figs. 8-9

2014 – *Fraxinipollis oblatus* Słodkowska; Stuchlik *et al.*, p. 132, lám. 114, figs. 1–23.

Granos de polen tricolporados, prolato-esferoidales; longitud del eje polar: 16,5–21,5  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 14–18; ratio P/E de aproximadamente 1,1; colpos estrechos, ligeramente curvados a la altura de los poros, que no alcanzan la zona polar; poros indistintos; espesor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina microreticulada; lúmenes del retículo de hasta 0,8  $\mu\text{m}$  de longitud, de tamaño uniforme en toda la superficie.

Los especímenes estudiados en As Pontes poseen un tamaño significativamente inferior al indicado en la descripción original de esta especie, por esta razón los identificamos con duda. Previamente, *F. oblatus* se ha encontrado en materiales miocenos de Eslovaquia y Polonia

(Planderová, 1990; Stuchlik *et al.*, 2014). Presenta una morfología que la aproxima a los granos actuales de *Fraxinus* L., fanerófitos arctoterciarios que viven en zonas templadas del Hemisferio Norte. Hemos identificado nueve ejemplares repartidos en cinco niveles: C-B, A-1,  $\beta$ -4,  $\beta$ -5 y  $\beta$ -7.

Género *Oleoidearumpollenites* Nagy 1969

*Oleoidearumpollenites macroreticulatus* Słodkowska en Stuchlik *et al.* 2014

Lám. 30, figs. 13-14

2014 – *Oleoidearumpollenites macroreticulatus* Słodkowska; Stuchlik *et al.*, p. 133, lám. 116, figs. 1–2.

Granos de polen tricolporados, prolato-esferoidales; longitud del eje ecuatorial: 41–43  $\mu$ m; eje polar de longitud ligeramente superior al eje ecuatorial; colpos estrechos, ligeramente curvados, que no alcanzan la zona polar; poros indistintos; espesor de la exina: 2–2,5  $\mu$ m; superficie de la exina reticulada; muri simplicolumelado, de aproximadamente 2  $\mu$ m de altura; lúmenes del retículo poligonales, de hasta 4  $\mu$ m de longitud, de tamaño más o menos uniforme en toda la superficie.

*O. macroreticulatus* es una especie que apenas ha sido citada en el Cenozoico, ya que solo se ha identificado en el Mioceno Medio de la República Checa (Planderová, 1990) y Polonia (Stuchlik *et al.*, 2014). Estos últimos autores la relacionan con los géneros plurirregionales *Ligustrum* L. y *Syringa* L., que habitan regiones templadas del Hemisferio Norte. En As Pontes han aparecido únicamente dos ejemplares en los niveles I-4 y H-2, ambos en la base de la sucesión.

*Oleoidearumpollenites reticulatus* Nagy 1969

Lám. 30, figs. 1-7

1969 – *Oleoidearumpollenites reticulatus* Nagy, p. 429, lám. 47, figs. 2–3.

2002 – *Retitricolporites microreticulatus* Thomson & Pflug; Cavagnetto, p. 176, lám. 11, figs. 26–27.

Granos de polen tricolporados, prolato-esferoidales; longitud del eje ecuatorial: 17–28  $\mu$ m; eje polar de longitud ligeramente superior al eje ecuatorial; colpos estrechos, ligeramente

curvados a la altura de los poros, que no alcanzan la zona polar; poros circulares o ligeramente lolongados tan solo visibles en algunos especímenes, de 2–3  $\mu\text{m}$  de longitud meridional; espesor de la exina: 1,5–2  $\mu\text{m}$ , más fina cerca de los colpos; superficie de la exina reticulada; muri simplicolumelado, de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de altura; elementos que constituyen la columela con forma de *pilum* (capitados), fusionados en su parte superior formando un retículo; lúmenes del retículo con forma poligonal, de hasta 3  $\mu\text{m}$  de longitud, de tamaño más o menos uniforme en toda la superficie.

*O. reticulatus* se encuentra de forma común en el Cenozoico de Europa. Fue descrita en el Mioceno Medio (Helvetiense) de Hungría (Nagy, 1969). Ha sido citada en el Paleógeno de Francia (Ollivier-Pierre, 1980) y Mioceno de Hungría, República Checa y Polonia (Nagy, 1985; Planderová, 1990; Piwocki & Ziemińska-Tworzydło, 1997). Estos granos de polen son comparables a los del género plurirregional *Olea* L., cuyas especies se encuentran en zonas templado-cálidas de Europa y subtropicales del norte de África, Asia y Australia. Hemos contabilizado 2.125 especímenes que aparecen en todos los niveles estudiados.

Familia **Plantaginaceae** Juss. 1789

Género ***Plantaginacearumpollenites*** Nagy 1963

*Plantaginacearumpollenites* cf. *miocaenicus* Nagy 1963

Lám. 32, figs. 13-14

1963 – *Plantaginacearumpollenites miocaenicus* Nagy, p. 396, lám. 5, figs. 33–35.

Grano de polen esferoidal pantoporado, con siete u ocho poros; contorno elipsoidal, casi circular, con un eje mayor de 28  $\mu\text{m}$  y un eje menor de 25  $\mu\text{m}$ ; poros circulares regularmente distribuidos por la superficie del grano, de aproximadamente 2  $\mu\text{m}$  de diámetro, con un engrosamiento de la exina en sus márgenes formando un *annulus* de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de anchura; espesor de la exina: 1,4  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina averrugada; verrugas de menos de 1  $\mu\text{m}$  de altura.

Esta especie fue descrita en sedimentos del Mioceno Medio de Hungría (Nagy, 1963a). Posteriormente, ha sido citada en el Mioceno de Polonia y también de Hungría (Stuchlik, 1964; Nagy, 1969, 1985). El único ejemplar que ha aparecido en As Pontes se diferencia de

la especie original por poseer poros ligeramente más pequeños. Por esta razón, la especie *P. miocaenicus* se cita con duda en esta Memoria. En general, presenta caracteres que actualmente se encuentran en el polen del género plurirregional *Plantago* L. Hemos identificado un solo espécimen en el nivel E-1.

## **Campanúlidas**

Orden **Aquifoliales** Senft 1857

Familia **Aquifoliaceae** Bercht. & J. Presl Bercht. & Presl 1825

Género ***Ilexpollenites*** Thiergart 1938 ex Potonié 1960

Dentro de este morfogénero se incluyen granos de polen con características que permiten relacionarlos con el género *Ilex* L., que tiene un origen plurirregional. Se han identificado tres especies que se diferencian entre sí por su tamaño y la forma de los elementos esculturales que cubren la superficie de la exina. En los estudios numéricos de esta Memoria, estas especies fueron contabilizadas como un mismo taxón (*Ilexpollenites* spp.), del que se han identificado 385 especímenes distribuidos en 74 niveles a lo largo de toda la sección. Se encuentra siempre de forma puntual, excepto en los niveles H-5, E-5 y δ-2 en los que es común, y en el δ-ε en el que aparece abundantemente.

*Ilexpollenites iliacus* (Potonié 1931) Thiergart 1938 ex Potonié 1960

Lám. 29, figs. 5-9

1931 – *Pollenites iliacus* Potonié, p. 556, fig. 5.

1938 – *Ilex-pollenites iliacus* Potonié; Thiergart, p. 321, lám. 25, fig. 30.

1960 – *Ilexpollenites* (al. *Pollenites*) *iliacus* (Potonié) Thiergart; Potonié, p. 99, lám. 6, fig. 112.

2002 – *Ilexpollenites iliacus* (Potonié) Thiergart; Cavagnetto, p. 177.

Granos de polen tricolporados, subprolotos o prolato-esferoidales; ratio P/E = 1,1–1,3; longitud del eje polar: 23–34 µm; longitud del eje ecuatorial: 21–30 µm (en la medida de la longitud de ambos ejes se ha considerado la ornamentación de la exina); colpos rectos, curvados en su parte central, con un conspicuo engrosamiento de la exina en sus márgenes; poros mal preservados que se observan con dificultad; grosor de la exina: 3–5 µm; superficie de la exina densamente clavada y gemada; clavas de hasta 4–5 µm de longitud y 3 µm de anchura en su parte apical.

Ha sido identificada en el Eoceno de Alemania Oligoceno de Eslovenia, Alemania y Turquía (Bruch, 1998; Pross *et al.*, 2001; Akkiraz & Akgün, 2005; Akgün *et al.*, 2007; Herrman, 2007) y en el Mioceno de Alemania, Polonia y Hungría (Potonié, 1960; Stuchlik, 1964; Nagy, 1969; Thiele-Pfeiffer, 1980; Piwocki & Ziemińska-Tworzydło, 1997; Worobiec, 2009). Esta especie presenta una especial afinidad con el polen de *Ilex aquifolium* L. e *I. macrocarpa* Oliv., que habitan, respectivamente, regiones templadas de Europa y Asia y zonas tropicales del sudeste asiático. Se ha hallado esporádicamente en los niveles H-8, E-3, E-5, E-6, B-1,  $\beta$ -3 y  $\varphi$ -5.

*Ilexpollenites margaritatus* (Potonié 1931) Thiergart 1938

Lám. 29, figs. 3-4

1931 – *Pollenites margaritatus* Potonié, p. 332, lám. 1, figs. 32–33.

1938 – *Ilex-pollenites margaritatus* Potonié; Thiergart, p. 321, lám. 25, figs. 27–29.

2002 – *Ilexpollenites margaritatus* (Potonié) Potonié; Cavagnetto, p. 177.

Granos de polen tricolporados; de prolato esferoidales a prolotos; ratio P/E = 1,1–1,5; longitud del eje polar: 22–30  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 19–27  $\mu\text{m}$  (en la medida de la longitud de ambos ejes se ha considerado la ornamentación de la exina); colpos rectos, tan solo ligeramente curvados en su parte central, con engrosamientos de la exina en sus márgenes; poros mal preservados, difícilmente distinguibles; espesor de la exina: 3–4  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina densamente clavada; elementos esculturales de 2,5–3  $\mu\text{m}$  de longitud y de hasta 2  $\mu\text{m}$  de anchura en su parte apical, que disminuyen en tamaño a medida que se encuentran más cerca de los colpos.

Ha sido citada en el Bartonense (Eoceno Medio) de Alemania y de la Cuenca de París (Thomson & Pflug, 1953; Châteauneuf, 1980), el Oligoceno de Alemania (Pross *et al.*, 2001) y el Mioceno de Alemania, Hungría y Polonia (Potonié, 1960; Stuchlik, 1964; Nagy, 1969; Thiele-Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985; Kohlman-Adamska, 1993; Worobiec, 2009). Presenta una gran semejanza con los granos de la especie actual de origen paleotropical *Ilex asprella* (Hook. & Arn.) Champ. ex Benth., que habita regiones tropicales y subtropicales del Sudeste asiático. Se ha encontrado en los niveles H-5, A-8 y  $\delta$ -5.

*Ilexpollenites propinquus* (Potonié 1934) Potonié 1960

Lám. 29, figs. 1-2

- 1934 – *Pollenites propinquus* Potonié, p. 74, lám. 3, fig. 33.  
1960 – *Ilexpollenites* (al. *Pollenites*) *propinquus* (Potonié) Potonié, p. 100.  
2002 – *Ilexpollenites propinquus* (Potonié) Potonié; Cavagnetto, p. 177.

Granos de polen tricolporados, subprolatos o prolato-esferoidales; ratio P/E = 1,1–1,3; longitud del eje polar: 23–29 µm; longitud del eje ecuatorial: 20–29 µm (en la medida de la longitud de ambos ejes se ha considerado la ornamentación de la exina); colpos rectos pero curvados en su parte central, con un ligero engrosamiento de la exina en sus márgenes; poros mal conservados, difícilmente visibles; grosor de la exina: 2–2,5 µm; superficie de la exina densamente clavada; clavas de hasta 1,5 µm de longitud y 1 µm de anchura en su parte apical, disminuyendo su tamaño cerca de los colpos.

Este polen es poco común en el Terciario de Europa. No obstante, se ha encontrado en el Mioceno de Alemania, Hungría, Polonia y España (Potonié, 1960; Nagy, 1969; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Barrón, 1996), no habiéndose podido establecer una clara relación con ninguna especie concreta del género *Ilex*. *I. propinquus* ha sido hallado únicamente en el nivel A-6.

Orden **Asterales** Link 1829

Familia **Asteraceae** Bercht. & Presl 1820

Género ***Tubulifloridites*** Cookson 1947 ex Potonié 1960

*Tubulifloridites macroechinatus* (Trevisan 1967) Nagy 1985

Lám. 32, figs. 9-10

- 1967 – *Tricolporopollenites macroechinatus* Trevisan, p. 46, lám. 31, figs. 1–2.  
1985 – *Tubulifloridites macroechinatus* (Trevisan) Nagy, p. 184, lám. 106, figs. 18–21.

Grano de polen tricolporado, oblato-esferoidal de contorno casi circular en vista polar; longitud de los ejes polar y ecuatorial muy similar, de unas 38 µm; colpos cortos, difícilmente apreciables, al igual que los poros; grosor de la exina: 2–2,5 µm; superficie de la exina densamente equinada; espinas de 3–5 µm de grosor en la base y hasta 4 µm de longitud; ornamentación entre los elementos esculturales microreticulada.

Esta especie ha sido escasamente citada en el Cenozoico. Destacan las identificaciones llevadas a cabo en sedimentos del Mioceno de Hungría y Alemania (Nagy, 1969; Thiele-



Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985). Se ha relacionado con los géneros *Carduus* L. y *Cirsium* L. Ambos agrupan plantas mayoritariamente herbáceas, que viven en zonas templadas del Hemisferio Norte. En As Pontes ha aparecido un único grano en el nivel H-11.

*Tubulifloridites* sp. 1

Grano de polen tricolporado, oblato-esferoidal de contorno casi circular en vista polar; longitud de los ejes polar y ecuatorial muy similar, de unas 15  $\mu\text{m}$ ; colpos de aproximadamente 6  $\mu\text{m}$ ; poros difícilmente apreciables; grosor de la exina: 2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina equinada; espinas de 2–3  $\mu\text{m}$  de grosor en la base y hasta 3  $\mu\text{m}$  de longitud; ornamentación entre los elementos esculturales psilada.

Se ha identificado un solo espécimen, relacionable de manera general con la familia Asteraceae, en el nivel B-1.

Orden **Apiales** Nakai 1930

Familia **Apiaceae** Lindl. 1836

Género *Umbelliferoipollenites* Venkatachala & Kar 1969 emend. Nagy 1985

*Umbelliferoipollenites* cf. *tenuis* Nagy 1985

Lám. 26, figs. 11-12

1985 – *Umbelliferoipollenites tenuis* Nagy, p. 173, lám. 98, figs. 8–12.

Granos de polen tricolporados, prolatos o perprolatos; longitud del eje polar: 35–39  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 18–20  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,9; colpos largos, rectos, estrechos, que se aproximan a la zona polar, con un ligero engrosamiento de la exina en sus márgenes; poros marcadamente alargados, produciendo un aspecto zonorado; diámetro ecuatorial de los poros: 5,5–6,5  $\mu\text{m}$ ; exina columelada; grosor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ , más gruesa en el *apocolpium*; superficie de la exina granulada.

Los especímenes de As Pontes difieren ligeramente de la descripción original de la especie por su mayor tamaño, especialmente, por presentar un mayor diámetro ecuatorial y colpos más largos. *U. tenuis* ha sido escasamente citada en el Cenozoico. Las principales

identificaciones se llevaron a cabo en el Mioceno Medio de Eslovaquia y Polonia (Planderová, 1990; Worobiec, 2009) y el Mioceno Superior de Hungría (Nagy, 1985). Se asemeja a los granos actuales de algunos géneros de origen supuestamente arctoterciario de la familia Apiaceae como *Aegopodium* L., *Astrania* L., *Carum* L. o *Levisticum* Hill., entre otros (Stuchlik *et al.*, 2014). Hemos identificado ocho ejemplares en siete niveles de la mitad superior de la sucesión.

Familia **Araliaceae** Juss. 1789

Género *Araliaceopollenites* Potonié 1951 ex Potonié 1960

*Araliaceopollenites* cf. *euphorii* (Potonié 1931) Potonié 1951 ex Potonié 1960

Lám. 21, figs. 13-19

1931 – *Pollenites euphorii*, Potonié, p. 332, lám. 1, fig. 12.

1951 – *Araliaceopollenites euphorii* (Potonié) Potonié, lám. 21, figs. 140–141.

1960 – *Araliaceopollenites* (al. *Pollenites*) *euphorii* (Potonié) Potonié; Potonié p. 97, lám. 6, fig. 107.

2002 – *Araliaceopollenites euphorii* (Potonié) Potonié; Cavagnetto, p. 177, lám. 12, figs. 14–16; lám. 13, fig. 30.

Granos de polen tricolporados, prolatos o subprolatos; longitud del eje polar: 27–32  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 20–23  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E=1,3–1,4; colpos paralelos al contorno del grano en vista ecuatorial, largos, doblados a la altura de los poros, que se acercan a la zona polar sin llegar a alcanzarla; presencia de un engrosamiento de la exina en los márgenes del colpo que se hace gradualmente mayor hacia los poros; poros lalongados, de hasta 5  $\mu\text{m}$  de longitud máxima; exina de unas 2  $\mu\text{m}$  en el ecuador del grano y 2,5  $\mu\text{m}$  en las zonas polares; superficie de la exina microrreticulada. En algunos especímenes los lúmenes del retículo son ligeramente mayores hacia las zonas polares, en donde pueden alcanzar hasta 1  $\mu\text{m}$  de diámetro.

Los especímenes de As Pontes presentan características morfológicas similares a *A. euphorii*, aunque los poros lalongados y el tamaño de los poros y lúmenes del retículo también los aproximan a *A. jadvigae* Słodkowska. Por esta razón, los granos estudiados se han identificado con duda como *A. euphorii*. Esta especie se ha encontrado en el Paleógeno de Alemania, Hungría y Francia (Potonié, 1931; Kedves, 1978; Ollivier-Pierre, 1980), Eoceno de Alemania (Thomson & Pflug, 1953; Potonié, 1960; Riegel *et al.*, 2015),

Aquitaniense de Francia (Châteauneuf, 1972) y Mioceno Medio de Alemania y Polonia (Thiele-Pfeiffer, 1980; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Worobiec, 2009). Stuchlik *et al.* (2014) han señalado su semejanza con las especies actuales de origen paleotropical *Acantopanax spinosus* Mig. y *Aralia cordata* Thumb., ambas nativas de regiones templadas del este y noreste de Asia. Sin embargo, no se puede descartar la afinidad con otras especies de la familia, dado que Araliaceae reúne más de 1.400 especies de latitudes tropicales. Hemos contabilizado 119 ejemplares, distribuidos en 46 niveles a lo largo de toda la sección, aunque concentrados principalmente entre las secuencias de lignitos E y A.

*Araliaceopollenites reticuloides* Thiele-Pfeiffer 1980

Lám. 21, figs. 20-26

1980 - *Araliaceopollenites reticuloides*, Thiele-Pfeiffer, p. 164, lám. 15, figs. 26-34.

2002 - *Araliaceopollenites reticuloides* Thiele-Pfeiffer; Cavagnetto, p. 177.

Granos de polen tricolporados, prolatos o subprolatos; longitud del eje polar: 29–40  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 20–23  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E=1,25–1,4; colpos paralelos al contorno del grano en vista ecuatorial, largos, doblados a la altura de los poros, que se acercan a la zona polar sin llegar a alcanzarla; presencia de un engrosamiento de la exina en los márgenes del colpo; poros lalongados, de hasta 8  $\mu\text{m}$  de longitud máxima; grosor de la exina: 2,5–3  $\mu\text{m}$  en el ecuador del grano, algo más gruesa en las zonas polares; superficie de la exina reticulada; retículo heterobrochado; lúmenes del retículo ligeramente mayores hacia las zonas polares, en donde pueden alcanzar hasta 3  $\mu\text{m}$  de diámetro.

Esta especie fue descrita en sedimentos miocenos de Alemania (Thiele-Pfeiffer, 1980), siendo poco común en el Cenozoico europeo. Ha sido citada en el Oligoceno de Eslovenia (Bruch, 1998) y Mioceno de Hungría, Polonia y Alemania (Nagy, 1985; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Ashraf & Mosbrugger, 1996). Presenta características morfológicas similares a los granos actuales de la especie de origen Arctoterciario *Hedera helix* L., que está presente en casi toda Europa, norte de África y Macaronesia. En As Pontes hemos identificado 34 especímenes, distribuidos puntualmente en 17 niveles a lo largo de toda la sucesión.

Orden **Dipsacales** Juss. ex Bercht. & Presl 1820

Familia **Adoxaceae** E. Mey. 1839

Género **Caprifoliipites** Wodehouse 1933 emend. Słodkowska en Stuchlik *et al.* 2014

*Caprifoliipites sambucoides* Nagy 1969

Lám. 28, figs. 19-24

1969 – *Caprifoliipites sambucoides*, Nagy, p. 422, lám 45, figs. 9, 14.

Granos de polen tricolporados, prolatos o subprolatos; longitud del eje polar: 22–31  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 16–24  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E=1,25–1,35; colpos paralelos al contorno del grano en vista ecuatorial, arqueados, largos, que se acercan a la zona polar sin llegar a alcanzarla, con finos engrosamientos de la exina en sus márgenes, que se hacen gradualmente mayores hacia los poros; poros ligeramente lalongados, de hasta 3,5  $\mu\text{m}$  de longitud máxima; exina de unas 2  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina reticulada; lúmenes del retículo poligonales, de hasta 3  $\mu\text{m}$  de longitud, de tamaño uniforme en toda la superficie; muri de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de altura, simplicolumelado, claramente apreciable en algunos especímenes al aplicar un foco intermedio entre el retículo y la superficie.

*C. sambucoides* es una especie rara en el Cenozoico. Fue descrita en materiales tortonienses de Hungría (Nagy, 1969) y, posteriormente, ha sido identificada en el Mioceno de Polonia, Hungría y España (Ziemińska-Tworzydło, 1974; Nagy, 1985; Worobiec, 2009; Gaudant *et al.*, 2015). Presenta gran semejanza con el género actual *Sambucus* L., que está constituido por especies de origen arctoterciario que se distribuyen por regiones templadas y subtropicales, principalmente del Hemisferio Norte. Hemos identificado 12 especímenes en once niveles, desde la secuencia de lignitos F hasta prácticamente el techo de la sucesión (secuencia de lignitos  $\epsilon$ ).

Familia **Caprifoliaceae** Juss. 1789

Género **Lonicerapollis** Krutzsch 1962

*Lonicerapollis gallwitzii* Krutzsch 1962

Lám. 18, figs. 6-7

1962 – *Lonicerapollis gallwitzii* Krutzsch, p. 275, fig. 4; lám. 5, figs. 1–6.

Grano de polen tricolporado, suboblato, de contorno triangular convexo en vista polar; longitud del eje polar: 37  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial ligeramente superior; colpos cortos y estrechos, de 10–12  $\mu\text{m}$  de longitud; poros lalongados, de longitud indeterminada; *fastigium* alargado ecuatorialmente, de 10–11  $\mu\text{m}$  de longitud y profundidad indeterminable en vista polar; desarrollo de un conspicuo engrosamiento de la exina que une cada uno de los poros; grosor de la exina: 2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina equinada; espinas de 1  $\mu\text{m}$  de grosor en la base y 1–1,5  $\mu\text{m}$  de longitud, muy espaciadas; superficie escábrida entre los elementos esculturales.

Krutzsch (1962c) describió esta especie en materiales del Mioceno Medio de Alemania, mencionando también su presencia en el Chattense y el Plioceno de este país. Posteriormente, se ha citado en el Mioceno Medio de Hungría y Polonia (Nagy, 1969; Ziemińska-Tworzydło, 1974). Se puede relacionar con los géneros actuales de origen plurirregional *Lonicera* L. y *Triosteum* L., ambos distribuidos en regiones templadas y subtropicales del Hemisferio Norte. Hemos identificado un único ejemplar en el nivel C-3.

*Lonicerapollis* sp. 1

Lám. 18, figs. 8-9

Grano de polen tricolporado, suboblato, de contorno casi circular en vista polar; longitud del eje polar indeterminable; longitud del eje ecuatorial de aproximadamente 44  $\mu\text{m}$ ; colpos cortos y estrechos, de unas 10  $\mu\text{m}$  de longitud; poros lalongados, de 4–5  $\mu\text{m}$  longitud, no prominentes; *fastigium* alargado ecuatorialmente, de aproximadamente 12  $\mu\text{m}$  de longitud y apenas 1–2  $\mu\text{m}$  de profundidad; grosor de la exina: 2,5  $\mu\text{m}$ , algo más gruesa en la zona de los poros; superficie de la exina equinada; espinas de 1  $\mu\text{m}$  de grosor en la base y 2–2,5  $\mu\text{m}$  de longitud, más o menos regularmente distribuidas y espaciadas entre sí a unas 3  $\mu\text{m}$  de distancia; superficie escábrida o granulada entre los elementos esculturales.

Es posible que en estudios palinológicos previos en España y el resto de Europa esta especie haya sido identificada como *Lonicera* sp., género actual con el que presenta una clara afinidad. A diferencia de *L. gallwitzii* no desarrolla engrosamientos de la exina entre los poros. En As Pontes han aparecido tres especímenes en L-3, E-1 y  $\epsilon\phi$ -2.

## EUDICOTILEDÓNEAS DE AFINIDAD INCIERTA

Género *Basopollis* Pflug 1953

*Basopollis periodus* (Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953) Pflug 1953

Lám. 15, figs. 31-32

1953 – *Extratropopollenites basalis* subsp. *periodus* Pflug & Thomson; Thomson & Pflug, p. 70, lám. 6, figs. 17–18.

1953 – *Basopollis periodus* (Pflug & Thomson) Pflug, p. 110, lám. 21, figs. 49–50.

Grano de polen triporado de tipo Normapolles, oblato, de contorno triangular con lados cóncavos en vista polar; distancia desde el centro de la cara polar a cada uno de los poros: 11–12  $\mu\text{m}$ ; poros en posición ecuatorial, dotados de *annulus* formado por engrosamiento de la capa externa de la exina; poros formando un canal de aproximadamente 4  $\mu\text{m}$  a través del *annulus*; exina de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; ectoexina y endoexina separadas a la altura de los poros formando un vestíbulo conspicuo; superficie de la exina psilada.

Esta especie fue descrita en materiales del Eoceno Medio de Alemania (Pflug, 1953; Thomson & Pflug, 1953). También ha sido citada en el Paleoceno de Bélgica (Roche, 1965) e Ypresiense de Alemania (Pflug, 1953). Hemos identificado un único ejemplar en el nivel L-3.

Género *Boehlensipollis* Krutzsch 1962

*Boehlensipollis* cf. *hohli* Krutzsch 1962

Lám. 15, fig. 26

1962 – *Boehlensipollis hohli* Krutzsch, p. 272, lám. 3, figs. 18–30.

2002 – *Boehlensipollis hohli* Krutzsch; Cavagnetto, p. 172, lám. 7, fig. 28.

Grano de polen sintricolporado, oblato; contorno de forma triangular en vista polar y zonas interaperturales onduladas; distancia entre el centro de la cara polar y los ápices de aproximadamente 19  $\mu\text{m}$ ; colpos ondulados que se unen en la zona polar, con engrosamientos de la exina en sus márgenes, que se estrechan hacia los ápices; colpos de

hasta 12  $\mu\text{m}$  de grosor en la zona polar, que se estrechan a medida que se acercan a la zona ecuatorial; poros dotados de *fastigium*; superficie de la exina con ornamentación indistinta.

Nuestro espécimen tiene las zonas interaperturales onduladas en vista polar, lo cual no nos permite atribuirlo con toda seguridad a *B. hohli*, que posee zonas interaperturales cóncavas.

*B. hohli* se encuentra restringida al Oligoceno europeo, en el que es relativamente común. En concreto, ha sido citada en Alemania, Polonia, Francia, Bélgica, Inglaterra e Irlanda (Krutzsch, 1962c; Stuchlik, 1964; Gruas-Cavagnetto, 1974b; Gorin, 1975; Sittler & Schuler, 1975; Roche & Schuler, 1976; Roche, 1978; Boulter & Craig, 1979; Châteauneuf, 1980; Wilkinson *et al.*, 1980; Médus & Pairis, 1990; Châteauneuf & Nury, 1995). Los granos de polen de esta especie tienen características morfológicas que los asemejan a los de algunas especies de las familias Elaeagnaceae, Lythraceae y Sapindaceae, aunque no se pueden descartar otras afinidades. En As Pontes se ha identificado un solo ejemplar en el nivel  $\delta$ -5.

#### Género *Dicolporopollenites* Krutzsch 1970

*Dicolporopollenites middendorffii* (Potonié 1931) Krutzsch 1970 ex Jansonius & Hills 1981

Lám. 10, figs. 10-12

1931 – *Pollenites middendorffii* Potonié, p. 332, lám. 1, fig. 17.

1970 – *Dicolporopollenites middendorffii* (Potonié) Krutzsch, p. 351, lám. 8, fig. 167; lám. 14, fig. 140.

1980 – *Dicolporopollenites middendorffii* (Potonié) Krutzsch; Jansonius & Hills, tarjetas nº 3745, 3835.

Granos de polen dicolporados, de oblato-esferoidales a prolato-esferoidales; longitud del eje polar: 18–19  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 16–20  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E = 0,95–1,12; colpos curvados siguiendo paralelamente el contorno del grano de polen, unidos en los polos y con engrosamientos de la exina en sus márgenes; poros ligeramente alargados en la dirección del eje ecuatorial; espesor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina granulada.

Esta especie, que es rara en el Cenozoico europeo, fue primeramente identificada en lignitos del Eoceno de Alemania (Potonié, 1931). Posteriormente, se halló en el Oligoceno y Mioceno Inferior de Polonia (Ziemińska-Tworzydło, 1974; Stuchlik *et al.*, 2014). En total, se han contabilizado 18 especímenes en 15 niveles, distribuidos en la mitad inferior de la secuencia, desde el J-3 hasta el  $\alpha$ -4.

Género *Interpollis* Krutzsch 1960

*Interpollis* cf. *supplingensis* (Pflug en Thomson & Pflug 1953) Krutzsch 1961

Lám. 15, figs. 33-34

1953 – *Intratropopollenites supplingensis* Pflug; Thomson & Pflug, p. 89, lám. 10, figs. 26–37.

1961 – *Interpollis supplingensis* (Pflug) Krutzsch, p. 305.

2002 – *Anacolosidites* sp.; Cavagnetto, p. 172, lám. 7, fig. 11.

Grano de polen triporado, oblato, de contorno triangular en vista polar; longitud del eje ecuatorial: 25  $\mu\text{m}$ ; poros ligeramente prominentes; presencia de estructuras de tipo *arcus* que unen cada uno de los poros; grosor de la exina de unas 2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina ligeramente averrugada.

La ornamentación de la exina del material estudiado lo diferencia ligeramente del de la especie original. *I. supplingensis* fue descrita en sedimentos del Eoceno Medio de Alemania (Thomson & Pflug, 1953). Por lo general, ha sido identificada en materiales del Cretácico Superior y del Paleógeno. Destacamos las citas del Thanetiense de Bélgica (Roche, 1973b, a) e Ypresiense de la Cuenca de París y de Inglaterra (Gruas-Cavagnetto, 1968, 1976). Hemos identificado un espécimen en el nivel A $\alpha$ -1.

Género *Interporopollenites* Weyland & Krieger 1953

*Interporopollenites elector* Pflug 1953

Lám. 15, fig. 35

1953 – *Interporopollenites elector* Pflug, p. 112, lám. 24, figs. 26–31.

Grano de polen triporado de tipo Normapolles, de contorno triangular con lados ligeramente convexos, casi rectos, en vista polar; distancia desde el centro de la cara polar a cada uno de los poros: 8–9  $\mu\text{m}$ ; poros prominentes, vestibulados; ectoporo de aproximadamente 0,5  $\mu\text{m}$  de diámetro; vestíbulo de 3,5  $\mu\text{m}$  de anchura y aproximadamente la misma profundidad, por lo que, dada la prominencia de los poros, tiene una forma redondeada, casi circular (*oculus*); espesor de la exina: 0,8–0,9  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina psilada.



Esta especie fue descrita en sedimentos del Cretácico Superior de Alemania (Pflug, 1953). En As Pontes ha aparecido un solo ejemplar en el nivel F-3.

Género *Meliaceoidites* Wang 1980 ex Jansonius & Hills 1992

*Meliaceoidites* cf. *angustiporatus* Durska en Stuchlik *et al.* 2014

Lám. 31, figs. 17-20

2014 – *Meliaceoidites angustiporatus* Durska; Stuchlik *et al.*, p. 87, lám. 68, figs. 17, 19–21.

Granos de polen tetracolporados, prolatos, de contorno en vista ecuatorial más o menos rectangular; *apocolpium* plano; longitud del eje polar: 20–26  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 14–19  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,4–1,74; colpos estrechos, rectos, paralelos al eje polar que se aproximan a la zona polar sin llegar a alcanzarla, con un engrosamiento de la exina en sus márgenes; poros lalongados, de hasta 4  $\mu\text{m}$  de longitud ecuatorial; grosor de la exina: 1–2  $\mu\text{m}$ ; superficie psilada.

Algunos de los especímenes de As Pontes difieren de la descripción original de la especie al presentar un tamaño menor, así como una forma más prolata, por esto se considera con duda en esta Memoria. *M angustiporatus* es una especie de reciente creación cuya localidad tipo se encuentra en el suroeste de Polonia, donde fue identificada en sedimentos del Mioceno Medio (Stuchlik *et al.*, 2014). Además, ha sido hallada en materiales neógenos de otros lugares de ese mismo país (Stuchlik, 1964; Worobiec *et al.*, 2009). A veces, los granos de polen tetracolporados de este tipo han sido relacionados con la familia Sapotaceae, sin embargo, la forma aplanada del *apocolpium* en vista ecuatorial es característica de la familia Meliaceae, razón por la cual han sido incluidos con duda en este género. Señalamos también la similitud de esta especie con los granos de polen de la familia Boraginaceae. Hemos contabilizado 17 especímenes distribuidos en 13 niveles, fundamentalmente en la mitad inferior de la sucesión.

Género *Oligopollis* Krutzsch 1959

*Oligopollis andreanus* (Bruch 1998) Durska en Stuchlik *et al.* 2014

Lám. 32, figs. 1-5

1998 – *Tetracolporopollenites andreanus* Bruch, p. 99, lám. 14, figs. 20–22.

2002 – *Tetracolporopollenites andreanus* Bruch; Cavagnetto, p. 179.

2014 – *Oligopollis andreanus* (Bruch) Durska; Stuchlik *et al.*, p. 151, lám. 97, figs. 12–18.

Granos de polen tetracolporados, subprolados, de contorno más o menos rectangular o cuadrangular; longitud del eje polar: 19–23  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 16–19  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E = 1,18–1,21; colpos largos, estrechos en los extremos finales, que se ensanchan en la zona del poro, con ligeros engrosamientos de la exina en sus márgenes; dos de los colpos se disponen paralelamente entre sí y al eje polar, los otros dos, que se disponen de forma opuesta, discurren oblicuamente de manera que en vista ecuatorial se cruzan en el centro del grano; poros circulares o lalongados de 2,5–5  $\mu\text{m}$  de diámetro máximo; grosor de la exina: 1,2–1,7  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina escábrida.

Esta especie, rara en el Cenozoico europeo, se identificó por primera vez en rocas del Oligoceno de Eslovenia (Bruch, 1998). Además, se ha encontrado en sedimentos del Thanetiense de Bélgica (Krutzsch & Vanhoorne, 1977) y Mioceno Medio de Polonia (Worobiec, 2009). Tanto Bruch (1998) como Worobiec (2009) sugirieron una posible relación con la familia Sapotaceae, debido a la presencia de cuatro colpos. Sin embargo, la forma rectangular de estos granos, su pequeño tamaño, la forma lalongada de sus poros, la exina gruesa en proporción a su tamaño y la ornamentación escábrida de su superficie no son un caracteres que aparezcan conjuntamente en ningún género de la citada familia. La especie que nos ocupa presenta cierta similitud con *Polygonum aviculare* L., tal como podemos aparece figurada en el atlas de esporas y polen del Cuaternario de Japón (Demske *et al.* (2012), fig. 49, 7–9). Sin embargo, pensamos que probablemente se trate de una forma aberrante de alguno de los abundantes y diversificados granos de polen de fagáceas que aparecen en As Pontes. De hecho, el estudio de microscopía electrónica de la superficie de esta especie (lám. 32, fig. 5) muestra una organización de la superficie de la exina semejante a la de *T. villensis*. Además, *O. andreanus* se encuentra presente en la parte media de la sucesión, en la que se registran los porcentajes más altos de *T. villensis* de toda la sucesión. Granos de polen aberrantes o anormales son habituales en las anteras de todas las plantas (Hesse *et al.*, 2009) y han sido reconocidas en As Pontes, como por ejemplo granos tetracolporados de *Cyrtolaceapollenites*, *Slovakipollis*, *Symplocarpipollenites*, y *Tricolporopollenites crassiexinus* o granos tetraporados de *Momipites*. Se han identificado

esporádicamente 18 ejemplares distribuidos en ocho niveles: A-1, A-3, A-4, A-5, A-6, A-8,  $\beta$ -2 y  $\beta$ -5.

#### Género *Pentapollenites* Krutzsch 1958

Los géneros *Pentapollenites* y *Slovakipollis* se emplean para designar, de manera general, granos de polen tricolporados y oblatos, con contorno triangular en vista polar. Krutzsch (1962c) hace referencia a la longitud de los colpos como la principal diferencia entre ambos géneros, sin especificar valores específicos para ninguno de ellos. A juzgar por los dibujos y fotografías de los holotipos, se puede llegar a la conclusión de que *Pentapollenites* se caracteriza por presentar colpos de longitud mayor a la mitad de la distancia entre el centro de la cara polar y los ápices. La diferencia entre ambos géneros es sutil y no es raro encontrar granos de polen fósiles que representan formas transicionales entre ambos. La superficie de la exina suele ser un carácter diagnóstico, variando en *Pentapollenites* entre psilada, microrreticulada y estriada. Este último tipo de ornamentación es el más común en As Pontes.

Establecer una relación del género *Pentapollenites* con un grupo de plantas actuales resulta complicado, ya que posiblemente se trate de un género que se utiliza para agrupar de manera artificial especies fósiles distintas con morfologías polínicas similares. Así, en los años 60 del siglo pasado, los granos de polen atribuibles a *Pentapollenites* fueron relacionados con un buen número de plantas actuales de las familias Elaeagnaceae, Proteaceae y Simaroubaceae. En 2005, Nagy (2005) relacionó el género con *Dodonaea* Mill. (Sapindaceae). Además, la forma de los poros de estos granos y la superficie estriada que presentan algunas especies también los aproximan a la familia Lythraceae. En As Pontes se han identificado 251 especímenes, distribuidos en 67 niveles desde la base de la sucesión hasta la secuencia de lignitos  $\delta$ . Llegan a ser comunes en los niveles J-3, I-1, I-2 y F-2.

#### *Pentapollenites pentangulus* (Pflug en Thomson & Pflug 1953) Krutzsch 1962

Lám. 16, figs. 1-4

1953 – *Periporopollenites pentangulus* Pflug; Thomson & Pflug, p. 112, lám. 15, fig. 62.

1962 – *Pentapollenites pentangulus* (Pflug) Krutzsch, p. 90, lám. 4, figs. 89–100; lám. 5, figs. 106–119.

2002 – *Pentapollenites pentangulus* (Pflug) Krutzsch; Cavagnetto, p. 173.

Granos de polen tricolporados, oblatos, de contorno triangular en vista polar y zonas interaperturales cóncavas; distancia entre el centro de la cara polar y los ápices de 10–15  $\mu\text{m}$ ; colpos rectos, estrechos y largos; área polar muy reducida; *fastigium* conspicuo en los poros, que presentan prominencia de 1–4  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina estriada.

Esta especie fue descrita en sedimentos de Alemania, en los que aparecen desde el Paleoceno hasta el Rupeliense (Kruttsch, 1962a). Ha sido citada en el Eoceno Inferior de la Cuenca de París y de Dinamarca (Gruas-Cavagnetto, 1968; Willumsen, 2004), Eoceno Medio de Alemania (Riegel *et al.*, 2015), Eoceno Superior de Francia (Schuler, 1990), Chattiense de la Cuenca de París (de manera muy común) y Turquía (Châteauneuf, 1980; Akkiraz & Akgün, 2005; Akkiraz *et al.*, 2011) y Mioceno de Eslovaquia y Hungría (Doláková, 2004; Nagy, 2005). En As Pontes ha sido identificada de manera puntual en los niveles H-8, F-2, D-1 y DC-3.

*Pentapollenites regulatus* Kruttsch 1962

Lám. 16, figs. 5-10

1962 – *Pentapollenites regulatus* Kruttsch, p. 89, lám. 1, figs. 23–28.

2002 – *Pentapollenites regulatus* Kruttsch; Cavagnetto, p. 173.

Granos de polen tricolporados, oblatos o suboblatos, de contorno más o menos triangular en vista polar y zonas interaperturales rectas o ligeramente convexas; distancia entre el centro de la cara polar y los ápices de 10–15  $\mu\text{m}$ ; colpos rectos, estrechos y largos; área polar muy reducida; *fastigium* conspicuo en los poros, que presentan prominencia de 1–4  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina indistintamente microrreticulada o indistintamente estriada.

*P. regulatus* también fue descrita en sedimentos de Alemania, en los que se ha encontrado desde el Paleoceno hasta el Oligoceno inferior (Kruttsch, 1962a). Además, ha sido identificada en sedimentos del Eoceno de Hungría y de la Cuenca de París (Kedves, 1965; Châteauneuf, 1980), y Mioceno de Eslovaquia (Doláková, 2004). En As Pontes ha aparecido puntualmente en los niveles J-1, J-4, J-5, I-4, I-5, E-2,  $\beta$ -3,  $\beta$ -4 y  $\delta$ -7.

*Pentapollenites striatus* subsp. *parastriatus* Kruttsch 1962

Lám. 16, figs. 13-15, 21

1962 – *Pentapollenites striatus* subsp. *parastriatus* Kruttsch, p. 93, lám. 6, figs. 146–151.

2002 – *Pentapollenites striatus* Krutzsch; Cavagnetto, p. 173, lám. 7, fig. 29.

Granos de polen tricolporados, oblatos, de contorno triangular y zona interapertural recta o ligeramente convexa en vista polar; distancia entre el centro de la cara polar y los ápices de 10–15  $\mu\text{m}$ ; colpos rectos, estrechos y largos; área polar muy reducida; *fastigium* conspicuo en los poros, que puede variar en prominencia desde 1 hasta 3  $\mu\text{m}$  de profundidad; exina de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de espesor; superficie de la exina profundamente estriada.

Del mismo modo que las especies anteriores, esta subespecie fue descrita en sedimentos de Alemania, en los que aparece a partir del Paleoceno hasta el Oligoceno inferior (Krutzsch, 1962a). También, ha sido identificada desde el Eoceno hasta el Chattiense en la Cuenca de París (Châteauneuf, 1980), en el Rupeliense de Alemania (Pross *et al.*, 2001) y Chattiense de Francia (Schuler, 1990). Tanto esta subespecie como la descrita a continuación presentan una morfología que se aproxima a la del género actual *Cuphea* P. Browne, de la familia Lythraceae, con la diferencia de que *Cuphea* posee granos de polen sincolporados. Algunos granos de polen fósiles atribuibles a *Cuphea* se incluyen en la especie *Striasyncolpites zwaardii* Germeraad, Hopping & Muller, que podría estar relacionada con las formas de As Pontes. *Cuphea* es un género de origen paleotropical que incluye especies herbáceas y arbustivas distribuidas en regiones tropicales y subtropicales de América del Norte y del Sur. Se ha identificado de forma puntual en los niveles I-1, I-4, E-1, E-2, B-A, A-6 y A-7.

*Pentapollenites striatus* subsp. *striatus* Krutzsch 1962

Lám. 16, figs. 11-12

1962 – *Pentapollenites striatus* subsp. *striatus* Krutzsch, p. 92, lám. 6, figs. 136–145.

Granos de polen que se diferencian únicamente de la subespecie anterior en que la prominencia de los poros es mayor (4–6  $\mu\text{m}$ ). Se han encontrado también puntualmente en los niveles J-3, H-8 y C-B.

Género *Polycolpites* Couper 1953 ex Potonié 1960

*Polycolpites helmstedtensis* Krutzsch 1969

Lám. 23, figs. 5-10

1969 – *Polycolpites helmstedtensis* Krutzsch, p. 477, lám. 5, figs. 22–30.

2002 – *Polycolpites helmstedtensis* Krutzsch; Cavagnetto, p. 175, lám. 10, figs. 16–17.

Granos de polen policolporados (7–8 colpos), suboblatos u oblato-esferoidales; longitud del eje polar: 22–30  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 26–35  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E de aproximadamente 0,8; colpos rectos, estrechos, de 12–15  $\mu\text{m}$  de longitud, que no alcanzan la zona polar; poros circulares o ligeramente lalongados, de 3,5–4,5  $\mu\text{m}$  de diámetro; grosor de la exina: 2–2,5  $\mu\text{m}$ , más fina hacia los colpos; superficie de la exina psilada.

*P. helmstedtensis* se ha identificado esporádicamente en el Paléogeno europeo. Concretamente, se ha hallado en el Eoceno Medio de Alemania, la Cuenca de París y de la Cuenca del Ebro (Krutzsch, 1969; Châteauneuf, 1980; Cavagnetto & Anadón, 1996) y en el Rupeliense de Francia (Schuler, 1990). Los autores mencionados también han sugerido una relación con las familias Malpighiaceae y Rubiaceae. Esta especie es muy similar a *Polycolpites viesenensis* Krutzsch, descrita en el Paleoceno de Alemania (Krutzsch, 1961a), de la que se diferencia tan solo por presentar una exina más gruesa, aunque no se puede descartar que en realidad se trate de la misma forma fósil. Hemos identificado 30 especímenes en 18 niveles, concentrados en la mitad inferior de la sucesión.

Género *Stephanocolporites* van der Hammen 1954

*Stephanocolporites* sp. 1

Lám. 23, figs. 1–4

2002 – *Polycolpites* sp., *Desmostachys*; Cavagnetto, p. 175, lám. 16, figs. 1–3.

Granos de polen penta o hexacolporados, oblato-esferoidales; longitud del eje polar: 29–33,5  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 32–35  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 0,9–1; colpos rectos, de 14–19  $\mu\text{m}$ , con un engrosamiento de la exina en sus márgenes; índice polar: 0,65; poros circulares, de aproximadamente 5  $\mu\text{m}$  de diámetro; grosor de la exina: 2–2,5  $\mu\text{m}$ ; sexina claramente más gruesa que la nexina; superficie de la exina gemada; gemas de 0,5–1,2  $\mu\text{m}$  de diámetro; superficie entre las gemas escábrida.

Este tipo de granos de polen han sido relacionados con el género paleotropical *Desmostachys* Planch. Ex Miers (Icacinaceae) (Cavagnetto, 2002). En As Pontes hemos identificado 13

especímenes que han aparecido en siete niveles distribuidos entre la secuencia de lignitos F y la  $\beta$ .

Género ***Subtriporopollenites*** Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953 emend. Krutzsch 1961

*Subtriporopollenites scissus* Pflug en Thomson & Pflug 1953

Lám. 15, figs. 11-13

1953 – *Subtriporopollenites scissus* Pflug; Thomson & Pflug, p. 87, lám. 9, figs. 76–77.

Granos de polen triporados, de contorno más o menos circular; poros en posición ecuatorial, alargados a modo de colpos, no pudiéndose descartar que efectivamente lo sean; diámetro ecuatorial de aproximadamente 34  $\mu\text{m}$ ; grosor de la exina: 2  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina muy densamente baculada; báculos estrechamente unidos entre sí dando lugar a un patrón de apariencia reticulada en superficie.

*S. scissus* se ha encontrado de forma escasa en el Cenozoico de Europa. Fue descrita en sedimentos del Eoceno Medio de Alemania e identificada en el Rupeliense de Francia (Thomson & Pflug, 1953; Schuler, 1990), asignándose provisionalmente al género *Subtriporopollenites*, en el que ha permanecido desde entonces. El género *Subtriporopollenites* se caracteriza por la presencia de tres poros en posición subecuatorial. Sin embargo, la posición ecuatorial de los poros y la posible presencia de colpos en *S. scissus* hacen recomendable que se transfiera a otro género. Hemos hallado dos ejemplares en los niveles  $\epsilon\phi$ -4 y  $\phi$ -5.

Género ***Tetracentracearumpollenites*** Nagy 1969

aff. *Tetracentracearumpollenites minimus* Nagy 1969

Lám. 28, figs. 16-18

1969 – *Tetracentracearumpollenites minimus* Nagy, p. 399, lám. 40, figs. 15–17.

Granos de polen tricolporados, prolato-esferoidales; longitud del eje polar: 15–17  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 15–16  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E=1; colpos rectos, paralelos al eje polar, que no alcanzan la zona polar; poros circulares o ligeramente lalongados, difíciles de apreciar, de unas 2,5  $\mu\text{m}$  de longitud; exina de aproximadamente 2  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina reticulada; lúmenes del retículo poligonales, de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de longitud, de tamaño uniforme en toda la superficie; muri de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de altura.

*T. minimus* difiere de *Caprifoliipites andreanszkyi* Nagy en que su tamaño es menor y en que el *muri* no es simplibaculado (Nagy, 1969). *C. andreanszkyi* se ha relacionado con el género *Viburnum* L. Los especímenes estudiados por nosotros tienen un tamaño menor que las especies citadas, aunque se acercan más al tamaño de *T. minimus*, razón por la que han sido atribuidas con duda a este último género y especie. Debido al grado de conservación de los granos estudiados no hemos podido determinar si el *muri* del retículo es o no simplibaculado. *T. minimus* fue descrita en sedimentos arcillosos del Tortonense de Hungría. Nagy (1969) señaló la semejanza con la especie paleotropical *Tetracentron sinense* Oliv., que habita actualmente en China. Los granos de polen atribuidos a *Tetracentron* Oliv. por Grímsson *et al.* (2008), procedentes del Mioceno de Islandia, difieren de nuestros especímenes por ser más prolatos y poseer un retículo con lúmenes de menor tamaño. Hemos identificado dos ejemplares en C-5 y  $\beta$ -7.

Género ***Tetracolporopollenites*** Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

*Tetracolporopollenites* cf. *boureaui* Gruas-Cavagnetto 1973

Lám. 31, figs. 11-16

1973 – *Tetracolporopollenites boureaui* Gruas-Cavagnetto, p. 9, lám. 4, figs. 25–28.

2002 – *Tetracolporopollenites* sp., Meliaceae, Type-*Aglaia*; Cavagnetto, p. 179, lám. 14, figs. 6–7.

Granos de polen tetracolporados, subprolotos; longitud del eje polar: 14–17  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 11–12  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,2–1,3; contorno ecuatorial generalmente convexo, ocasionalmente recto o incluso ligeramente cóncavo; en vista ecuatorial, *apocolpium* redondeado o recto; colpos rectos, con un ligero engrosamiento de la exina en sus márgenes, de 5,5–8  $\mu\text{m}$  de longitud, que no alcanzan, por lo tanto, la zona polar; poros lalongados, a



veces ligeramente prominentes en vista ecuatorial, de unas 3  $\mu\text{m}$  de longitud ecuatorial; espesor de la exina: 0,6–1  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina psilada.

Los ejemplares de As Pontes son ligeramente más pequeños que los descritos originalmente por Gruas-Cavagnetto (1973). Por esta razón, se relacionan con duda con *T. boureaui*. Se trata de una especie que aparece raramente en el Cenozoico europeo. Ha sido identificada en el Thanetiense de Inglaterra (Gruas-Cavagnetto, 1976), Priaboniense de Francia (Gruas-Cavagnetto, 1973) y Neógeno de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2014). Durska en Stuchlik *et al.* (2014) ha transferido esta especie al género *Sapotaceoidaepollenites*, lo cual implicaría una relación con la familia Sapotaceae, tal y como algunos autores han sugerido (Gruas-Cavagnetto, 1973; Châteauneuf, 1980). Sin embargo, su tamaño y el *apocolpium* casi recto que se observa en la vista ecuatorial de algunos especímenes, la aproximan también al género *Aglaia* Lour. (Meliaceae), que habita regiones tropicales y subtropicales del sudeste asiático y norte de Australia. Por esta razón, hemos considerado conveniente mantener esta especie en el género *Tetracolporopollenites*, que no tiene implicación botánica. Los especímenes atribuidos a esta especie se han contabilizado junto a los de *S. microellipsus* debido a que su parecido dificulta su diferenciación sistemática durante el recuento polínico. *T. boureaui* se diferencia de *S. microellipsus* por su menor tamaño, así como por su forma, ligeramente menos prolata. Hemos identificado 790 especímenes de ambas especies, distribuidos en 67 niveles a lo largo de toda la sucesión, aunque de forma más abundante en la mitad inferior de la misma. Es común en los niveles L-3, I-3, H-3, H-4, H-10, H-G, E-2, E-3 y B-A. Es abundante en H-1 y H-9.

#### Género *Tricolpopollenites* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

A continuación, se describen dos tipos polínicos tricolpados que no se han descrito previamente en la literatura palinológica y cuya afinidad botánica se desconoce.

##### *Tricolpopollenites* sp. 1

Lám. 28, figs. 30-33

2002 – *Tricolpopollenites* sp., Type-*Ranunculus*; Cavagnetto, p. 175, lám. 10, figs. 6–7, 10–11.

Granos de polen tricolpados, prolatos, de contorno elíptico, a menudo con margen irregular y con *apocolpium* redondeado en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 36,5–42  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 24–29  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,4–1,5; colpos paralelos al contorno del grano en vista ecuatorial que se aproximan a la zona polar, con un engrosamiento de la exina en sus márgenes; grosor de la exina: 2,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina marcadamente escábrida. Hemos identificado 26 especímenes repartidos en 15 niveles desde la secuencia de lignitos I hasta el techo de la sucesión.

*Tricolpopollenites* sp. 2

Lám. 29, figs. 24-27

Granos de polen tricolpados, prolatos; longitud del eje polar: 26  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 18  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,4; colpos estrechos que no alcanzan la zona polar, paralelos al contorno del grano en vista ecuatorial; índice de área polar: 0,2; grosor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ , estrechándose alrededor de los colpos; superficie de la exina rugulada-ornada.

Hemos identificado siete especímenes en los niveles  $\beta$ -8 y  $\beta$ -10.

Género *Tricolporopollenites* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

A continuación, se describen los granos de polen asignables al género *Tricolporopollenites* cuya afinidad botánica no se conoce actualmente. Se trata de siete especies formalmente descritas y seis tipos polínicos que no lo han sido previamente.

*Tricolporopollenites crassiexinus* Krutzsch & Vanhoorne 1977

Lám. 23, figs. 18-25

1977 – *Tricolporopollenites crassiexinus* Krutzsch & Vanhoorne, p. 75, lám. 42, figs. 24–28.

2002 – *Retitricolporites crassiexinus* (Krutzsch & Vanhoorne) Roche; Cavagnetto, p. 176, lám. 12, figs. 1–4.

Granos de polen tricolporados, prolato-esferoidales o, más raramente, subprolatos; longitud del eje polar: 19–24  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 16–21,5  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,0–1,2; colpos curvados, con extremos apuntados y un marcado engrosamiento de la exina en sus márgenes,

que no alcanzan la zona polar; índice de área polar: 0,3–0,4; poros circulares o ligeramente lalongados, bien definidos, de 2,5–3,5  $\mu\text{m}$  de diámetro, dotados de un característico engrosamiento de la exina que en vista ecuatorial los rodea en toda su circunferencia, excepto en dos pequeñas áreas en su parte ecuatorial; exina de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina microrreticulada; lúmenes del retículo redondeados, de 0,4–0,7  $\mu\text{m}$  de longitud, de tamaño uniforme en toda la superficie.

*T. crassiexinus* fue descrita en sedimentos thanetienses de Bélgica (Kruttsch & Vanhoorne, 1977). Ha sido exclusivamente identificada en el Paleógeno europeo. Concretamente, ha aparecido en el Eoceno de Francia, Bélgica y Alemania (Châteauneuf, 1980; Roche, 1982; Schuler, 1990; Riegel *et al.*, 2015). Esta especie ha sido relacionada con las familias Anacardiaceae (Châteauneuf, 1980), afinidad que consideramos improbable ya que el tipo de poros que presenta no se encuentra actualmente en los granos de polen de esta familia; y Celastraceae (Roche, 1982; Cavagnetto, 2002), concretamente con el género paleotropical *Microtropis* Wall. ex Meisn. Esta relación nos parece la más aproximada por el tipo de aperturas. No obstante, granos de morfología similar aparecen en distintas especies de la familia Sterculiaceae. La especie *Sterculiapollis reticuloides* Stuchlik, exclusiva del Neógeno de Polonia, muestra un aspecto general similar, pero un tamaño significativamente mayor (Stuchlik *et al.*, 2014). En As Pontes hemos identificado 812 especímenes distribuidos en 88 niveles a lo largo de toda la sucesión. Es común en los niveles L-1, L-2, L-3, J-1, J-3, J-4, H-2, H-6, H-7, H-8, H-9, H-11, G-2, G-F, B-1,  $\beta$ -2 y toda la secuencia I.

*Tricolporopollenites cf. deliberatus* Durska en Stuchlik *et al.* 2014

Lám. 22, figs. 25-30

2014 – *Tricolporopollenites deliberatus* Durska; Stuchlik *et al.*, p. 46, lám. 25, figs. 12–16. Granos de polen tricolporados y subprolotos; longitud del eje polar: 11–14  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 9–11  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E = 1,16–1,3; colpos estrechos, rectos o ligeramente arcuados; poros circulares o ligeramente lalongados, de unas 2  $\mu\text{m}$  de diámetro; grosor de la exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada; lúmenes del retículo que pueden superar ligeramente 1  $\mu\text{m}$  de longitud, de tamaño más o menos uniforme en toda la superficie.

Nuestros ejemplares difieren ligeramente de los tipos de la especie por presentar un tamaño ligeramente inferior, ser menos prolotos (ratio P/E inferior) y poseer una reticulación

uniforme y con lúmenes de tamaño ligeramente superior. *T. deliberatus* fue descrita en sedimentos del Mioceno Medio del suroeste de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2014). No existen más citas de esta especie. Su autora ha señalado las semejanzas con la especie plurirregional *Tetraena mongolica* Maximowicz (Zygophyllaceae) y el género *Salix* L. Señalamos también su parecido con el género *Azara* Ruiz & Pav., nativo de regiones tropicales y templadas de Sudamérica. Hemos contabilizado 57 especímenes que han aparecido en 28 niveles, desde la base de la sucesión hasta la secuencia de lignitos  $\alpha$ .

*Tricolporopollenites edmundi* (Potonié 1931) Thomson & Pflug 1953

Lám. 20, figs. 13-17

1931 – *Pollenites edmundi* Potonié, p. 26, lám. 1, fig. V53a.

1953 – *Tricolporopollenites edmundi* (Potonié) Thomson & Pflug, p. 10, lám. 12, figs. 125–132.

2002 – *Araliaceopollenites edmundii* (Potonié) Potonié; Cavagnetto, p. 177, lám. 11, figs. 28–31.

2002 – *Tricolporopollenites satzveyensis* Pflug; Cavagnetto, 178, lám. 12, figs. 29–30.

Granos de polen tricolporados, subprolato o prolato; longitud del eje polar: 42–52  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 29–42  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,14–1,51; colpos ligeros o marcadamente curvados, con extremos apuntados y un conspicuo engrosamiento de la exina en sus márgenes, que se acercan a la zona polar sin llegar a alcanzarla; índice de área polar: 0,3; colpos con una característica forma de H a la altura de los poros en vista ecuatorial; poros prolongados, de hasta 11  $\mu\text{m}$  de longitud meridional; exina de 2–3  $\mu\text{m}$  de grosor, columelada; superficie de la exina escábrida o microrreticulada.

Recientemente, Stuchlik *et al.* (2014) han erigido el género *Edmundipollis*, en el que han incluido cinco formas con categoría de especie que tradicionalmente se atribuían a *T. edmundi* o a la especie sinónima *Araliaceopollenites edmundi* (Potonié) Potonié. Los especímenes identificados en As Pontes presentan diferentes características que los aproximan a *Edmundipollis edmundi* (Potonié) Konzalová, Słodkowska & Ziemińska-Tworzydło, *Edmundipollis megagranatus* (Mamczar) Słodkowska & Ziemińska-Tworzydło, *Edmundipollis vitiosus* (Mamczar) Słodkowska & Ziemińska-Tworzydło e, incluso, a otras especies de otros géneros cercanas morfológicamente como *Cornaceaepollis satzveyensis* (Pflug) Ziemińska-Tworzydło y *Araliaceopollenites amplius* Słodkowska. Por ello, hemos considerado conveniente emplear la especie *T. edmundi sensu lato* para incluir

todas las formas cercanas a las citadas especies, que presentan afinidad con las familias Mastixiaceae, Cornaceae y Araliaceae.

*T. edmundi* y las especies mencionadas anteriormente han sido comúnmente identificadas en el Cenozoico europeo. Concretamente, se han encontrado en el Paleógeno del sur de Inglaterra y Francia (Gruas-Cavagnetto, 1976), Eoceno de Alemania y de la Cuenca de París (Thomson & Pflug, 1953; Châteauneuf, 1980), Oligoceno de Eslovenia, Turquía y Alemania (Bruch, 1998; Akgün *et al.*, 2007; Herrman, 2007), Mioceno de Alemania, Polonia, Hungría, Dinamarca y Bélgica (Potonié, 1960; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Thiele-Pfeiffer, 1980; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Nagy, 2005; Larsson *et al.*, 2006; Roche *et al.*, 2008). En As Pontes hemos contabilizado 216 especímenes distribuidos en 57 niveles a lo largo de toda la sección.

*Tricolporopollenites pseudocingulum* (Potonié 1931) Thomson & Pflug 1953

Lám. 26, figs. 17-22

1931 – *Pollenites pseudocingulum granulatum* Potonié, p. 332, lám. 1, fig. 19.

1953 – *Tricolporopollenites pseudocingulum* (Potonié) Thomson & Pflug, p. 99, lám. 12, figs. 96–105, 108–110.

2002 – *Tricolporopollenites pseudocingulum* (Potonié) Thomson & Pflug; Cavagnetto, p. 177, lám. 12, figs. 17–18.

Granos de polen tricolporados, de prolato-esferoidales a prolatos; longitud del eje polar: 25–35 µm; longitud del eje ecuatorial: 20–29 µm; ratio P/E=1,06–1,5; colpos largos, curvados a la altura de los poros, con marcados engrosamientos de la exina en sus márgenes, que se hacen gradualmente mayores desde el centro de las zonas polares hacia los poros; poros circulares o alargados, de 3–4,2 µm de diámetro, nunca claramente definidos; grosor de la exina de aproximadamente 2 µm; superficie de la exina marcadamente escábrida.

*T. pseudocingulum* ha sido frecuentemente identificada en el Cenozoico europeo, especialmente en el Paleógeno. Entre los numerosos estudios en los que ha sido citada se pueden destacar por su relevancia los del Eoceno Medio de Alemania y de la Cuenca de París (Potonié, 1931; Thomson & Pflug, 1953; Châteauneuf, 1980), el Rupeliense de Francia, Alemania y Turquía (Schuler, 1990; Pross *et al.*, 2001; Akkiraz & Akgün, 2005; Herrman, 2007), el Chattienense de Eslovenia (Bruch, 1998) y el Mioceno de Polonia, Hungría, Alemania y República Checa (Nagy, 1969; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Thiele-Pfeiffer, 1980; Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło, 2000; Doláková, 2004). Se desconoce

su afinidad botánica, aunque se ha señalado su similitud con algunos géneros de las familias Styracaceae, Fagaceae (Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło, 2000; Stuchlik *et al.*, 2014) y Anacardiaceae (Châteauneuf, 1980; Cavagnetto, 2002). Hemos identificado 56 especímenes que se encuentran puntualmente en 26 niveles, desde I-4 hasta prácticamente el techo de la secuencia.

*Tricolporopollenites spinus* Krutzsch 1962

Lám. 28, figs. 27-28

1962 – *Tricolporopollenites spinus* Krutzsch, p. 278, lám. 6, figs. 20–23.

Grano de polen tricolporado, prolato; longitud del eje polar: 32,5  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 22,8  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,42; colpos ligeramente doblados a la altura de los poros; poros ligeramente alargados de aproximadamente 5,5  $\mu\text{m}$  de diámetro ecuatorial; grosor de la exina: 1,6  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina baculada; báculos de hasta 5  $\mu\text{m}$  de longitud, de aspecto flexible, organizadas en la superficie dando lugar a un patrón reticulado; superficie entre los báculos de ornamentación indistinta.

Esta especie ha sido identificada en Alemania desde el Oligoceno hasta el Plioceno (Krutzsch, 1962c). Hemos encontrado un único ejemplar en el nivel  $\beta$ -3.

*Tricolporopollenites striatoreticulatus* Krutzsch 1962

Lám. 28, figs. 29, 34

1962 – *Tricolporopollenites striatoreticulatus* Krutzsch, p. 279, fig. 9, lám. 4, figs. 27–37.

2002 – *Tricolporopollenites striatoreticulatus* Krutzsch; Cavagnetto, p. 178.

Granos de polen tricolporados, prolatos; longitud del eje polar: 32–36  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 30  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,0–1,2; colpos más o menos rectos, cortos en relación al tamaño del grano (de aproximadamente 16  $\mu\text{m}$ ); poros circulares, de aproximadamente 2,5  $\mu\text{m}$  de diámetro; grosor de la exina: 3,5–4  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada en la mayor parte de la superficie, excepto en las inmediaciones de los colpos, donde es estriado-reticulada; *muri* grueso de 3  $\mu\text{m}$  de altura; lúmenes del retículo de hasta 3  $\mu\text{m}$  de longitud.

*T. striatoreticulatus* es una especie muy poco común en el Cenozoico. Ha sido citada en el Eoceno Inferior y Medio de Alemania y Francia (Krutzsch, 1962c; Châteauneuf, 1980) y en

el Mioceno de Alemania y Polonia (Thiele-Pfeiffer, 1980; Ashraf & Mosbrugger, 1996; Worobiec & Szulc, 2010). Hemos identificado tres especímenes en F-1, DC-1 y C-3.

*Tricolporopollenites vancampoe* Kedves 1964

Lám. 18, figs. 1-5

1964 – *Tricolporopollenites vancampoe* Kedves, p. 198, lám. 1, figs. 7–10.

2002 – *Intratrilporopollenites instructus* (Potonié) Thomson & Pflug; Cavagnetto, p. 172, lám. 7, figs. 21–22.

Granos de polen tricolporados, oblato-esferoidales, con contorno casi circular en vista polar y circular o ligeramente elipsoidal en vista ecuatorial; longitud del eje polar: 34–40  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 36–41  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E=0,9; colpos cortos, aunque siempre visibles incluso en vista polar, de hasta 20  $\mu\text{m}$  de longitud; poros marcadamente alargados, de 8–11  $\mu\text{m}$  de diámetro; presencia de marcados engrosamientos de la exina en los márgenes de los colpos, de color más oscuro que el resto de la superficie, que se hacen más gruesos hacia los poros, donde alcanzan la misma anchura que los mismos; grosor de la exina: 2–2,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina microrreticulada; *muri* de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de altura; lúmenes del retículo de diferentes formas y tamaños, de hasta 1  $\mu\text{m}$  de diámetro.

Esta especie se ha citado muy poco en la literatura palinológica. Fue descrita en sedimentos del Eoceno de Hungría (Kedves, 1964). Ha aparecido desde el Bartonense al Priabonense en la Cuenca de París (Gruas-Cavagnetto, 1978; Châteauneuf, 1980). Kedves (1964) sugirió una posible relación con el género actual *Monotes* A. DC. (Dipterocarpaceae). Sin embargo, tal afinidad nos parece improbable ya que al menos algunas especies de este género presentan granos de polen con colpos significativamente más largos (Gosling *et al.*, 2013). También señalamos su parecido con *Psilatrilporites crassus* Van der Hammen & Wymstra, descrita en el Oligoceno–Mioceno de Guyana, intervalo en el que esta última especie se distribuyó por Sudamérica y África tropical (Germeraad *et al.*, 1968). *P. crassus* se encuentra relacionada con la especie actual de origen paleotropical *Pelliciera* Planch. & Triana (Tetrameristaceae) (Wymstra, 1968). Se han contabilizado 37 ejemplares repartidos en 21 niveles, fundamentalmente en la mitad inferior de la sucesión.

*Tricolporopollenites* sp. 1

Lám. 26, figs. 13-16

Granos de polen tricolporados y prolatos de contorno elipsoidal, a veces, en vista ecuatorial, con el *apocolpium* apuntado; longitud del eje polar: 28–35  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 18–22  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E = 1,4–1,6; colpos largos, paralelos en vista ecuatorial al contorno del grano, con marcados engrosamientos de la exina en sus márgenes que se hacen gradualmente mayores desde el centro de las zonas polares hacia los poros. Los colpos se acercan a las zonas polares sin llegar a alcanzarlas. Poros lalongados, de 4–6,5  $\mu\text{m}$  de diámetro; espesor de la exina de unas 2  $\mu\text{m}$ ; exina claramente columelada; superficie de la exina escábrida.

Estos granos de polen presentan semejanza con los actuales del género paleotropical de origen gondwánico *Pittosporum* Banks ex Gaertn., que habita en el este de Asia, África y Oceanía. No obstante, no se pueden descartar otras afinidades. Se han identificado 525 ejemplares en 31 niveles, esencialmente concentrados entre las secuencias de lignitos F y  $\beta$ .

*Tricolporopollenites* sp. 2

Lám. 23, figs. 11-17

Granos de polen tricolporados, prolatos; longitud del eje polar: 24–30  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 14–17  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,4–1,8; colpos paralelos al contorno del grano en vista ecuatorial, largos y estrechos, que se aproximan a la zona polar, por lo que el índice de área polar es muy reducido; poros circulares o ligeramente lalongados, de 2,5–3  $\mu\text{m}$  de diámetro, de contorno bien definido; grosor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina marcadamente estriada, con estriaciones paralelas al eje polar.

Hemos identificado 16 especímenes que aparecen en doce niveles, desde la secuencia de lignitos J a la  $\beta$ .

*Tricolporopollenites* sp. 3

Lám. 31, figs. 28-29

Grano de polen tricolporado, prolato; longitud del eje polar: 61  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 31  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,9; colpos ligeramente curvados, de aproximadamente 44  $\mu\text{m}$ , que no alcanzan la zona polar; poros o lalongados, de 10  $\mu\text{m}$  de longitud ecuatorial; grosor de la exina: 1,7  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina psilada o ligeramente escábrida.

Hemos identificado un único ejemplar en el nivel A-1.



*Tricolporopollenites* sp. 4

Lám. 25, figs. 1-3

2002 – *Tricolporopollenites minimus* Nagy; Cavagnetto, p. 177, lám. 12, figs. 8–10.

Grano de polen tricolporados, prolatos o subprolatos; longitud del eje polar: 19,5–26,5  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 16–20  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,13–1,45; colpos curvados a la altura de los poros, con un conspicuo engrosamiento de la exina en sus márgenes, que no alcanzan la zona polar; en vista ecuatorial, colpos muy estrechados a la altura de los poros y extremos apuntados; poros indistintos, aunque se puede deducir su presencia por el cambio en la forma de los colpos; grosor de la exina: 1–1,6  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina psilada.

La forma de los colpos a la altura de los poros presenta similitudes con la de algunos géneros de la familia Cornaceae, como *Cornus* L., aunque no podemos asegurar esta relación. Hemos identificado 90 especímenes distribuidos en 37 niveles a lo largo de toda la sucesión.

*Tricolporopollenites* sp. 5

Lám. 25, figs. 4-6

Granos de polen tricolporados, prolatos; longitud del eje polar: 14–20  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 10–14,5  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,3–1,4; colpos rectos, de 10–14  $\mu\text{m}$  de longitud, con un ligero engrosamiento de la exina en sus márgenes, que no alcanzan la zona polar; poros lalongados, de 2,5–5  $\mu\text{m}$  de longitud meridional, por lo general, claramente visibles; grosor de la exina menor de 1  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina psilada.

Se han identificado 158 ejemplares en 44 niveles a lo largo de toda la sucesión.

*Tricolporopollenites* sp. 6

Lám. 29, figs. 32-34

Granos de polen tricolporados, prolatos o subprolatos; longitud del eje polar: 7–9  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 5–6,5  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: aproximadamente 1,3; colpos estrechos y curvados a la altura de los poros, que se aproximan a la zona polar; poros circulares de

aproximadamente 0,5  $\mu\text{m}$  de diámetro; grosor de la exina: 0,5–1  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina psilada.

Hemos contabilizado 27 especímenes repartidos en 18 niveles, desde la secuencia de lignitos I hasta el techo de la sucesión.

Género *Triporopollenites* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

*Triporopollenites robustus* (Mürriger & Pflug 1951) Pflug en Thomson & Pflug 1953

Lám. 15, figs. 21-23

1951 – *Pollenites granifer robustus* Mürriger & Pflug, p. 93, lám. 6, fig. 41.

1953 – *Triporopollenites robustus* Pflug; Thomson & Pflug, p. 82, lám. 8, figs. 109–149.

Granos de polen triporados y oblatos; contorno triangular, convexo en vista polar, casi circular en algunos especímenes; longitud del diámetro ecuatorial: 23–42  $\mu\text{m}$ ; poros circulares, ligeramente prominentes, de 2–3,5  $\mu\text{m}$  de diámetro, normalmente situados en el contorno ecuatorial aunque ocasionalmente uno o dos de ellos pueden estar en posición subecuatorial; grosor de la exina: 2–3,5  $\mu\text{m}$ ; parte interna de la exina separada de la externa por un *interloculum* de hasta 1,5  $\mu\text{m}$  de anchura; *interloculum* presente siempre en la parte del contorno ecuatorial entre los poros, normalmente ausente en estos. De forma excepcional, aparece en todo el contorno del grano. Presencia de *atrio* de 5–7  $\mu\text{m}$  de anchura en los especímenes en los que el *interloculum* no está presente en los poros; parte interna de la exina columelada; superficie de la exina granulada o escábrida; presencia de gránulos de mayor tamaño alrededor de los poros.

*T. robustus* ha sido exclusivamente citada en el Paleógeno, en el que aparece comúnmente. Se ha identificado desde el Selandiense al Ypresiense en el norte de Francia y Bélgica (Roche, 1965; Kedves, 1970; Roche, 1973b; Krutzsch & Vanhoorne, 1977; Garel *et al.*, 2014), en el Thanetiense del sur de Inglaterra (Gruas-Cavagnetto, 1976), el Eoceno de Mississippi y Turquía (Tschudy, 1973; Akkiraz *et al.*, 2006; Akkiraz *et al.*, 2007), el Ypresiense de Dinamarca (Willumsen, 2004), el Eoceno Medio de Alemania (Thomson & Pflug, 1953; Riegel *et al.*, 2015), el Rupeliense de Turquía (Akkiraz & Akgün, 2005) y el Chattienense de Polonia y Turquía (Grabowska, 1965; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Akgün *et al.*, 2007). Kedves (1970) y Gruas-Cavagnetto (1976) relacionaron esta especie con la

familia Betulaceae. Sin embargo, la ligera prominencia de los poros, así como la presencia de *atrio* y gránulos en la superficie de la exina alrededor de los poros también la aproximan a la familia Myricaceae. En As Pontes hemos identificado 607 especímenes que aparecen en siete niveles: L-2, L-3, H-1, H-6, H-9, A-3 y  $\beta$ -7. Se encuentran esencialmente concentrados en los niveles L-2 y L-3.

### Otras eudicotiledóneas

Orden **Saxifragales** Dumort. 1829

Familia **Altingiaceae** Horan. 1841

Género ***Periporopollenites*** Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

*Periporopollenites orientalisformis* (Nagy 1969) Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło en Stuchlik *et al.* 2009

Lám. 24, figs. 12, 16

1969 – *Liquidambarpollenites orientalisformis* Nagy, p. 403, lám. 42, figs. 1–2.

2009 – *Periporopollenites orientalisformis* (Nagy) Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło; Stuchlik *et al.*, p. 71, lám. 58, figs. 1–3, 6–11; lám. 59, figs. 1–3.

Granos de polen pantoporados, con más de diez poros, de contorno casi circular con ondulaciones en su perímetro; longitud del diámetro ecuatorial: 22–38  $\mu\text{m}$ ; poros elipsoidales (excepcionalmente alguno casi circular), de 4–7  $\mu\text{m}$  de diámetro, con margen claramente definido, distribuidos homogéneamente por toda la superficie del grano; presencia ocasional de fragmentos de exina en el interior de los poros en los que la ornamentación es granulada; exina de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina microperforada, dando a veces la impresión de ser microrreticulada o granulada; diámetro de las perforaciones menor de 0,5  $\mu\text{m}$ .

*P. orientalisformis* se ha identificado comúnmente en el Neógeno de Polonia y Hungría (Stuchlik, 1964; Nagy, 1969; Kohlman-Adamska, 1993; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994). Su morfología permite relacionarlo con la especie arctoterciaria *Liquidambar orientalis* L., que habita zonas templado-cálidas de Asia Menor. Hemos identificado 22 ejemplares en 18 niveles, desde el H-8 hasta el  $\beta$ -8.

*Periporopollenites stigmaticus* (Potonié 1931) Thomson & Pflug 1953

1931 – *Pollenites stigmaticus* Potonié, p. 332, lám. 2, figs. 1–3.

1953 – *Periporopollenites stigmaticus* (Potonié) Thomson & Pflug, p. 111, lám. 15, fig. 58.

2002 – *Periporopollenites stigmaticus* (Potonié) Thomson & Pflug; Cavagnetto, p. 173, lám. 8, figs. 1–4.

Granos de polen similares a los de la especie anterior, de la cual difieren por poseer poros de menor tamaño y forma circular en lugar de elipsoidal.

*P. stigmaticus* es una especie común en el Cenozoico, principalmente en el Neógeno. Fue originalmente detectada en lignitos del Mioceno de Alemania (Potonié, 1931). Posteriormente, se ha identificado en el Eoceno de la Cuenca de París y Dinamarca (Châteauneuf, 1980; Willumsen, 2004), el Oligoceno de Francia y Alemania (Schuler, 1990; Pross *et al.*, 2001; Herrman, 2007) y el Mioceno de Alemania, Polonia, Turquía y Bélgica (Thomson & Pflug, 1953; Potonié, 1960; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Thiele-Pfeiffer, 1980; Kohlman-Adamska, 1993; Sancay, 2005; Stuchlik *et al.*, 2007; Roche *et al.*, 2008). Su morfología permite relacionarlo con la especie arctoterciaria *Liquidambar styraciflua* L., que habita zonas templadas de Norteamérica. En As Pontes se han identificado tres ejemplares en los niveles J-4, E-1 y DC-1.

Familia **Hamamelidaceae** R. Br. 1818

Género *Corylopsispollenites* Worobiec en Stuchlik *et al.* 2014

*Corylopsispollenites* cf. *microreticulatus* Worobiec en Stuchlik *et al.* 2014

Lám. 19, figs. 17, 23

2002 – *Retitricolpites* sp., Hamamelidaceae, *Corylopsis*; Cavagnetto, p. 175.

2014 – *Corylopsispollenites microreticulatus* Worobiec; Stuchlik *et al.*, p. 35, lám. 16, figs. 13–17.

Granos de polen tricolporados, prolatos, de contorno circular en vista polar; eje polar de aproximadamente 25 µm de longitud; eje ecuatorial de 21–22 µm de longitud; colpos rectos y largos, que no llegan a unirse en los polos; índice de área polar reducido (0,15–0,2); presencia en algunos ejemplares de un opérculo poco desarrollado y mal preservado; exina

de 1,5–2  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina microrreticulada; retículo con lúmenes de diámetro inferior a 1  $\mu\text{m}$  y tamaño uniforme en toda la superficie del grano polen;

Los especímenes de As Pontes encajan de manera general con la especie descrita por Worobiec en Stuchlik *et al.* (2014), si bien tienen una exina algo más gruesa. Del mismo modo, los poros no pueden ser visualizados en los ejemplares estudiados, pudiendo realmente tratarse de granos tricolpados. Worobiec en Stuchlik *et al.* (2014) relaciona a *C. microreticulatus* con el polen del género *Corylopsis* Siebold & Zucc., que tiene un origen arctoterciario y actualmente reúne alrededor de 30 especies de arbustos caducifolios en el este de Asia. En su descripción, el autor mencionado afirma que sus poros son difícilmente observables. Lo cierto es que los granos de polen de las distintas especies de *Corylopsis* son tricolpado (Bogle & Philbrick, 1980). Algunas de estas tienen un retículo con lúmenes mayores que los de nuestros fósiles y un tamaño irregular a lo largo de la superficie. Esto hace que se requiera un estudio comparativo más detallado para poder asegurar la afinidad de estos granos fósiles con el género actual. *C. microreticulatus* es una especie rara en el Cenozoico de Europa. Tan solo ha sido citada en el Neógeno de Polonia (Stuchlik, 1964; Kohlman-Adamska, 1993). En As Pontes se han identificado seis especímenes en cuatro niveles, principalmente en la secuencia de lignitos A.

Género ***Disanthus*** Maxim. 1866

Tipo *Disanthus*

Lám. 19, fig. 12

2015 – *Disanthus*; Casas-Gallego *et al.*, lám. 1, figs. 4–6.

Granos de polen tricolpados, subesferoidales; longitud del eje ecuatorial: 21–29  $\mu\text{m}$ ; índice del área polar: 0,38–0,40; colpos conspicuamente operculados, rectos, terminados en forma apuntada, que no se unen en las zonas polares; grosor de la exina: 1–1,3  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina reticulada; muri de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de longitud; lúmenes del retículo de contorno poligonal, de entre 0,4 y 1,3  $\mu\text{m}$  de diámetro, de aspecto más o menos uniforme en toda la superficie del grano.

Este tipo polínico ha sido escasamente identificado en el Cenozoico. Concretamente, se ha citado en estudios palinológicos llevados a cabo en España, en donde ha aparecido en

sedimentos del Burdigaliense de Rubielos de Mora (Teruel) (Jiménez Moreno *et al.*, 2007a), Messiniense de Venta del Moro (Valencia) (Casas-Gallego *et al.*, 2015) y Mioceno, posiblemente Medio, de Arcas del Villar (Cuenca) (Gaudant *et al.*, 2015). También se ha identificado en el Mioceno de Hungría (Jiménez Moreno *et al.*, 2005). En total, hemos hallado cuatro especímenes en los niveles DC-1, A-4, A-8 y A $\alpha$ -1.

Género ***Distylium*** Siebold & Zucc. 1835

Tipo *Distylium*

Lám. 24, figs. 9-11

Granos de polen 7–10 pantoporados de contorno casi circular, con ondulaciones en su perímetro; longitud del diámetro ecuatorial: 29–40  $\mu\text{m}$ ; poros circulares o redondeado-alargados de margen indistinto, con 3–6  $\mu\text{m}$  de diámetro, siempre difícilmente visibles y distribuidos de manera más o menos homogénea por toda la superficie del grano; poros operculados o con fragmentos de exina en su interior, en los que la ornamentación es granulada; espesor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ ; superficie de la exina microrreticulada; lúmenes del retículo con forma redondeada, de 0,3–0,6  $\mu\text{m}$  de diámetro; *muri* de aproximadamente 0,5  $\mu\text{m}$  de longitud.

Este tipo polínico ha sido frecuentemente citado en el Cenozoico con el nombre genérico actual. En concreto, se ha encontrado en el Oligoceno de Alemania (Gastaldo *et al.*, 1998; Denk *et al.*, 2012), Mioceno de Hungría, Bulgaria y España (Jiménez Moreno *et al.*, 2005; Jiménez Moreno, 2006; Jiménez Moreno *et al.*, 2010; Ivanov *et al.*, 2012), Messiniense de Argelia (Chikhi, 1996), y Plioceno del sur de Italia y de Rumania (Fauquette *et al.*, 1999; Popescu *et al.*, 2006b). A pesar de los numerosos estudios en los que este taxón ha sido identificado, si exceptuamos el trabajo de Gastaldo *et al.* (1998), su identificación no ha venido acompañada de figuras a partir de las cuales se pudieran realizar comparaciones. Los granos de polen figurados por Gastaldo *et al.* (1998) que proceden del Oligoceno de Alemania, son tetracolpados. Bogle & Philbrick (1980) hicieron referencia a dos tipos polínicos dentro de la especie *Distylium racemosum* Sieb. & Zucc., uno de ellos tetracolpado y otro pantoporado, que se asemejan a los especímenes encontrados en As Pontes. Las especies de este género tienen un origen plurirregional y habitan desde las zonas templadas

del sur de Japón, Corea y China hasta las regiones tropicales y subtropicales del Sudeste asiático e Indonesia. Se han contabilizado 48 especímenes que aparecieron de forma puntual en 27 niveles, desde el J-1 hasta el  $\phi$ -3.

Género *Embolanthera* Merr. 1909

Tipo *Embolanthera*

Lám. 19, figs. 7-11

Granos de polen tricolpados, prolato-esferoidales; ratio P/E = 1,1; longitud del eje polar: 20–23  $\mu$ m; longitud del eje ecuatorial: 19–22  $\mu$ m; índice del área polar de 0,25–0,3; colpos alargados de 12–13  $\mu$ m con la endoapertura no ornamentada, más estrecha que la ectoapertura; exina de aproximadamente 2  $\mu$ m de grosor, reticulada, con muri alto; lúmenes del retículo de contorno poligonal, de aspecto más o menos uniforme en toda la superficie del grano de polen; diámetro máximo de los lúmenes del retículo de unas 3  $\mu$ m, aunque algunos excepcionalmente son significativamente más pequeños.

En estos granos de polen la endoapertura es más estrecha que la ectoapertura, la cual carece de ornamentación por lo que es claramente visible tanto desde la vista polar como ecuatorial y constituye un carácter importante en la diagnosis del género. Son similares a los actuales del género paleotropical *Embolanthera* Merr., que engloba tan solo a dos especies, una de las cuales habita la isla de Palawan (Filipinas) y la otra en el norte de Vietnam. En la familia Hamamelidaceae, también el género *Maingaya* Oliv. presenta granos de polen similares, pero estos son más prolatos y tienen los colpos ligeramente más largos. En sedimentos del Bartonense, Châteauneuf (1980), lám. 7, figs. 4-5) atribuyó al género *Retitricolpites* Van der Hammen algunos granos de polen que parecen similares a los que aquí han sido identificados. *Embolanthera* también ha sido citado en el Plioceno de Cataluña (Suc & Cravatte, 1982; Suc *et al.*, 1992), pero en estas publicaciones no aparece ninguna descripción ni figura que permita comparar con los que nos ocupan. Teniendo en cuenta la diferencia cronológica de los ejemplares estudiados en esta memoria y los del noreste de la Península Ibérica, resulta difícil pensar que se trate de la misma especie. En As Pontes se han identificado doce especímenes que aparecen siempre de manera puntual en nueve niveles, fundamentalmente en las secuencias de lignitos H, D y A.

Género *Tricolporopollenites* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953

*Tricolporopollenites indeterminatus* (Romanowicz 1961) Ziemińska-Tworzydło 1974

Lám. 19, figs. 13-16

1961 – *Pollenites indeterminatus* Romanowicz, p. 355, lám. 21, fig. 275.

1974 – *Tricolporopollenites indeterminatus* (Romanowicz) Ziemińska-Tworzydło, p. 397, lám. 24, fig. 9.

Granos de polen tricolporados, subprolato o prolato; longitud del eje polar: 28–39  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 23–32  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,24–1,53; colpos rectos, anchos, que no alcanzan la zona polar, de 15–19  $\mu\text{m}$  de longitud, con extremos redondeados; en vista polar, colpos con margen irregular, ocasionalmente con restos de exina en su interior, sin llegar a formar un opérculo definido; índice de área polar: 0,19–0,38; poros indistintos; grosor de la exina: 1,5  $\mu\text{m}$ ; ectexina claramente más gruesa que la endexina; superficie de la exina reticulada; *muri* de aproximadamente de 1,2  $\mu\text{m}$  de altura; lúmenes del retículo poligonales, heterobrochados, con tamaños entre 0,5 y 1,8  $\mu\text{m}$ .

*T. indeterminatus* se ha citado poco en el Cenozoico europeo. Es reseñable la aparición de esta especie en el Oligoceno de Polonia, en el que fue descrita por primera vez (Ziemińska-Tworzydło, 1974), y el Mioceno de Polonia y República Checa (Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Worobiec, 2009; Kováčová *et al.*, 2011; Worobiec, 2014b). Se la ha relacionado con los géneros actuales *Parrotia* C.A. y *Distylium* Sieb. & Zucc. (Stuchlik *et al.*, 2014). Sin embargo, por la forma y tamaño de los colpos en relación al grano, también presenta semejanza con otros géneros de la familia Hamamelidaceae como *Hamamelis* Gronov. Ex L., *Mytilaria* Lecomte y *Fothergilla* Murr. (Bogle & Philbrick, 1980). Hemos identificado 254 especímenes distribuidos en 64 niveles a lo largo de toda la sucesión.

Orden **Santalales** Dumort. 1829

Familia **Loranthaceae** Juss. 1808

Género *Gothanipollis* Krutzsch 1959 emended 1969



*Gothanipollis gothanii* Krutzsch 1959

Lám. 16, figs. 16-17

1959 – *Gothanipollis gothanii* Krutzsch, p. 232, lám. 47, figs. 564–569.

2002 – Loranthaceae; Cavagnetto, p. 173.

Granos de polen sintricolporados, oblatos; en vista polar, contorno triangular con lados marcadamente cóncavos en los que la exina se pliega hacia el centro de la zona polar del grano; distancia entre el centro de la cara polar y los vértices: 11–13  $\mu\text{m}$ ; colpos rectos o ligeramente curvados que por lo general se fusionan en la cara polar, en donde se puede apreciar en la mayoría de los especímenes estudiados un ligero engrosamiento trirrariado de la exina; exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina lisa o ligeramente escábrida.

En el Cenozoico de Europa esta especie ha sido citada en el Paleógeno de Alemania, Hungría y la Bretaña francesa (Krutzsch, 1959a; Kedves, 1978; Ollivier-Pierre, 1980), y en el Mioceno de Polonia (Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994). Estos fósiles son similares a los granos de polen de diversos géneros actuales de la familia Loranthaceae, que están integrados por más de 1.000 especies. La mayor parte de éstas son plantas herbáceas y parásitas o pequeños arbustos que habitan regiones tropicales y subtropicales. La existencia de especies que viven en regiones templadas, hizo considerar a Stuchlik *et al.* (2014) que esta familia tuvo un origen plurirregional. Se han identificado 60 especímenes que se han hallado en 34 niveles. Aparecen de manera puntual y constante desde la secuencia de lignitos J hasta la  $\alpha$ .

*Gothanipollis loranthoides* Grabowska en Stuchlik *et al.* 2014

Lám. 16, figs. 18-19

2014 – *Gothanipollis loranthoides* Grabowska; Stuchlik *et al.*, p. 31, lám. 14, fig. 15.

Granos de polen sintricolporados, oblatos; contorno triangular en vista polar con lados ligeramente cóncavos y vértices planos o ligeramente redondeados; distancia entre el centro de la cara polar y los ápices: 13–17  $\mu\text{m}$ ; colpos rectos que por lo general se fusionan en la cara polar, en donde se forma un característico engrosamiento de la exina de forma trirrariada; exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina escábrida.

*G. loranthoides* fue descrita en rocas del Plioceno de Polonia (Stuchlik *et al.*, 2014). Ha sido citada en materiales oligocenos de Inglaterra (Boulter & Craig, 1979). Es similar a los granos de polen de *Loranthus* Jacq., de origen arcoterciario. *L. europaeus* Jacq. es una especie epífita y parásita de árboles de los géneros *Castanea* Mill., *Fagus* L. y *Quercus* L., que habita regiones templadas de Europa. Han sido identificados 33 especímenes distribuidos puntualmente en 16 niveles, desde la base de la serie hasta la secuencia de lignitos  $\alpha$ .

*Gothanipollis raerius* Krutzsch 1959

Lám. 16, fig. 20

1959 – *Gothanipollis raerius* Krutzsch, p. 234, lám. 46, figs. 508–519.

Granos de polen sintricolporados, oblatos; contorno triangular en vista polar con lados marcadamente cóncavos y vértices redondeados; distancia entre el centro de la cara polar y los ápices: 10–12  $\mu\text{m}$ ; exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina escábrida.

Esta especie se considera rara en el Cenozoico de Europa. Fue descrita en sedimentos del Paleógeno de Alemania (Krutzsch, 1959a) y ha sido citada en el Mioceno de Polonia (Stuchlik, 1964). Es similar a los granos de polen de varios géneros actuales de la familia Loranthaceae. Se han identificado cinco especímenes de esta especie, fundamentalmente en las secuencias de lignitos  $\alpha$  y  $\beta$ .

*Gothanipollis* sp. 1

Lám. 16, figs. 21-22

Granos de polen sintricolporados, oblatos; contorno triangular con la zona interapertural plana y vértices ligeramente salientes; distancia entre el centro de la cara polar y los vértices de unas 10  $\mu\text{m}$ ; colpos rectos, más gruesos en la zona ecuatorial; por lo general se unen en la cara polar, en donde se forma un característico engrosamiento trirradiado de la exina; exina de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina prácticamente lisa o ligeramente escábrida.

Se han identificado tres especímenes en los niveles E-2, E-3 y A $\alpha$ -1.

Familia **Olacaceae** R.Br. 1818

Género ***Olaxipollis*** Krutzsch 1962

*Olaxipollis matthesii* Krutzsch 1962

Lám. 16, figs. 29-32, 37

1962 – *Olaxipollis matthesii* Krutzsch, p. 277, lám. 5, figs. 7–14.

2002 – *Triporopollenites* sp., Olacaceae, *Olax*; Cavagnetto, p. 171.

Granos de polen triporados, de contorno triangular; zona interapertural convexa, excepcionalmente recta; longitud del eje ecuatorial: 14–19  $\mu\text{m}$ ; poros prominentes con *labrum* de 2–3  $\mu\text{m}$  de grosor y atrio, situados en los vértices del grano de polen; ectoporo circular de aproximadamente 2  $\mu\text{m}$ ; endoporo de 3–4  $\mu\text{m}$ ; exina de 1–1,5 de grosor; superficie de la exina psilada.

*O. matthesii* fue descrita en sedimentos del Mioceno Medio de Alemania (Krutzsch, 1962c). En el Cenozoico europeo ha sido citada en el Paleógeno de Hungría (Kedves, 1974) y en el Mioceno de Alemania y Polonia (Thiele-Pfeiffer, 1980; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Piwocki & Ziemińska-Tworzydło, 1997). Estos granos son similares a los del género paleotropical *Olax* L., al cual pertenecen actualmente cinco especies que habitan regiones del sur de Asia, desde India hasta Java. Se han identificado de manera puntual 379 ejemplares, distribuidos en 66 niveles a lo largo de toda la sucesión, aunque es más frecuente en la mitad inferior de la misma. Llega a ser común en la secuencia de lignitos I y, sobre todo, en el nivel H-8.

Familia **Santalaceae** R.Br. 1810

Género ***Spinulaepollis*** Krutzsch 1962

*Spinulaepollis arceuthobioides* Krutzsch 1962

Lám. 29, figs. 10-16

1962 – *Spinulaepollis arceuthobioides* Krutzsch, p. 278, lám. 6, figs. 1–15.

Granos de polen heterocolpados, prolatos o subprolatos; contorno casi circular o triangular con la zona interapertural convexa; longitud del eje polar: 16–22  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 13–20  $\mu\text{m}$ . Estos granos de polen presentan tres colpos largos, que no llegan a unirse en los polos, y que se alternan con tres pseudocolpos de apariencia más tenue. Los colpos largos están provistos, además, de pequeños poros. Exina de 1–1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina equinada, con espinas de 1–1.5  $\mu\text{m}$  de longitud; espinas no distribuidas de manera uniforme sobre la superficie del grano de polen, ya que faltan de manera llamativa en el área de los tres colpos tenues.

En el Cenozoico europeo esta especie ha sido citada en el Oligoceno de España (Mallorca) (Álvarez Ramis *et al.*, 1987) y en el Neógeno de Polonia, Alemania y Hungría (Stuchlik, 1964; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Thiele-Pfeiffer, 1980; Ziemińska-Tworzydło & Ważyńska, 1981; Nagy, 1985; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Worobiec, 2009). Estos granos de polen presentan un gran parecido con los del género actual de origen plurirregional *Arceuthobium* M. Bieb. Éste incluye plantas epífitas y parásitas de diversas especies de coníferas de las familias Pinaceae y Cupressaceae. Habita en zonas subtropicales y templado-cálidas del Hemisferio Norte. Se han identificado de manera puntual 239 especímenes que se distribuyen en 51 niveles a lo largo de toda la sucesión, aunque se han hallado de manera más frecuente y constante desde la secuencia de lignitos G hasta la  $\beta$  (incluida). Es común en la secuencia de lignitos C.

Orden **Caryophyllales** Juss. ex Bercht. & J. Presl 1820

Familia **Amaranthaceae** Juss. 1789

Género ***Chenopodipollis*** Krutzsch 1966

Incluye granos de polen pantoporados que muestran semejanzas con numerosos géneros actuales de la familia Amaranthaceae. Estos se distribuyen de forma casi cosmopolita, especialmente en zonas templadas. La mayoría de los especímenes estudiados se han atribuido a *Chenopodipollis* spp., ya que dado su estado de conservación no mostraban claramente caracteres diagnósticos específicos. En total, se han identificado, 78 especímenes que se distribuyen en 41 niveles, desde la base de la sucesión hasta la secuencia  $\epsilon$ .

*Chenopodipollis multiplex* (Weyland & Pflug 1957) Krutzsch 1966

Lám. 32, fig. 15

1957 – *Chenopodipollis multiplex* Weyland & Pflug, p. 103, lám. 22, figs. 18–19.

2002 – *Chenopodipollis multiplex* (Weyland & Pflug) Krutzsch; Cavagnetto, p. 173, lám. 8, fig. 5.

Granos de polen pantoporados, esferoidales, de contorno circular; diámetro: 17–27  $\mu\text{m}$ ; poros circulares de 0,6–2  $\mu\text{m}$  de diámetro; exina columelada; espesor de la exina: 1,5–2  $\mu\text{m}$ , ligeramente más fina alrededor de los poros; superficie de la exina granulada.

Esta especie se encuentra comúnmente en el Neógeno del centro y este de Europa. Concretamente, se ha identificado en el Mioceno de Hungría, Polonia, Alemania y República Checa (Nagy, 1969; Ziemińska-Tworzydło, 1974; Thiele-Pfeiffer, 1980; Nagy, 1985; Ziemińska-Tworzydło *et al.*, 1994; Ashraf & Mosbrugger, 1996; Doláková, 2004). En As Pontes han aparecido, al menos, seis especímenes en los niveles C-B, A-1, A-3, A-5,  $\beta$ -6 y  $\beta$ -9. No se puede descartar que una parte de los ejemplares asignados a *Chenopodipollis* spp. correspondan a esta especie.

*Chenopodipollis* sp. 1

Lám. 32, figs. 20-21

Granos de polen pantoporados, esferoidales, de contorno circular; diámetro: 13–15  $\mu\text{m}$ ; poros circulares, de hasta 1  $\mu\text{m}$  de diámetro, hundidos en la superficie; grosor de la exina: 1–1,5  $\mu\text{m}$ , ligeramente más fina alrededor de los poros; superficie de la exina psilada.

Hemos hallado cuatro ejemplares en los niveles L-4, I-1,  $\alpha$ -3 y  $\beta$ -10.

*Chenopodipollis* sp. 2

Lám. 32, figs. 22-23

Granos de polen pantoporados (alrededor de 30 poros), esferoidales, de contorno circular; diámetro: 25–28  $\mu\text{m}$ ; poros circulares o elípticos, de 2,5–3,5  $\mu\text{m}$  de diámetro, rodeados de conspicuos engrosamientos de la exina que forman *annulus* de 2–2,5  $\mu\text{m}$  de anchura; exina marcadamente columelada de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina finamente granulada entre los poros y marcadamente granulada en los *annulus*.

Las características de estos especímenes no se corresponden con ninguna de las especies descritas para el género. Hemos contabilizado tres ejemplares en los niveles DC-2, DC-3 y A-1.

Familia **Droseraceae** Salisb. 1808

Género ***Droseridites*** Cookson 1947 ex Potonié 1960

*Droseridites* sp. 1

Lám. 32, figs. 6-7

Granos de polen unidos en una tétrada, inaperturados; tétrada de contorno redondeado, de unas 75  $\mu\text{m}$  de diámetro; granos individuales de aproximadamente 60  $\mu\text{m}$  de diámetro; exina de 2  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie de la exina baculada-equinada; elementos esculturales irregularmente distribuidos en la superficie, de hasta 3  $\mu\text{m}$  de longitud; ornamentación entre los elementos esculturales escábrida.

El género *Droseridites* ha sido escasamente citado en el Cenozoico europeo. Únicamente, Nagy (1985) identificó la especie *Droseridites* cf. *spinosa* Cookson en el Mioceno de Hungría. Los granos de polen descritos se pueden relacionar con *Drosera* L., cuyas especies actualmente están distribuidas en todos los continentes desde las zonas boreales a las tropicales. Hemos identificado un solo espécimen en el nivel J-1.

Familia **Polygonaceae** Juss. 1789

Género ***Polygonum*** L. 1753

Tipo *Polygonum*

Lám. 28, figs. 11-12

Granos de polen tricolporados, subprolatos; longitud del eje polar: 25–29,5  $\mu\text{m}$ ; longitud del eje ecuatorial: 20–22  $\mu\text{m}$ ; ratio P/E: 1,2–1,3; colpos gruesos, prácticamente rectos, que no alcanzan las zonas polares; poros alargados de hasta 6  $\mu\text{m}$  de diámetro ecuatorial; grosor

de la exina: 2,5–3  $\mu\text{m}$ ; exina marcadamente columelada; superficie de la exina escábrida o granulada.

Los granos identificados se asemejan a los de algunas especies del género *Polygonum* como *P. patulum* y *P. scoparium* (Reille, 1992, págs. 220–221) que viven en regiones templadas del Hemisferio Norte. Hemos identificado seis especímenes que aparecen en los niveles A-1, A-8,  $\beta$ -3,  $\beta$ -4 y  $\beta$ -5.

### ***Incertae Sedis***

Microfósil sp. 1

Lám. 1, figs. 1-5

Microfósil esférico de 32–42  $\mu\text{m}$  de diámetro, aparentemente inaperturado; pared de menos de 1  $\mu\text{m}$  de grosor; superficie reticulada; retículo de hasta 4  $\mu\text{m}$  de altura, con lúmenes de tamaño muy variable dentro de un mismo espécimen, desde 1 a 5  $\mu\text{m}$  de longitud.

Hemos contabilizado 73 ejemplares de este tipo de microfósiles. Han aparecido en 29 niveles desde la secuencia de lignitos H hasta el techo de la sucesión.

Estructura indeterminada

Lám. 1, fig. 24

Estructura redondeada, a veces casi circular, simétrica, de margen irregular; longitud: 48–100  $\mu\text{m}$ ; presencia de una estructura circular en la parte central de 10–20  $\mu\text{m}$ , unida al margen por surcos que se distribuyen radial y regularmente, separados entre 5 y 15  $\mu\text{m}$ .

En As Pontes han aparecido 130 estructuras de este tipo, que se encuentran en 63 niveles a lo largo de toda la sucesión.

## 6. Resultados

### 6.1 Contenido palinológico y diversidad

Durante el desarrollo de esta Tesis Doctoral se han analizado 107 niveles de la Cuenca de As Pontes, de los cuales 101 han mostrado un contenido palinológico suficiente para llevar a cabo recuentos estadísticamente significativos, mientras que seis (K-1, K-2, K-3, K-5,  $\beta$ -1 y  $\varphi$ -2) prácticamente no presentaron contenido esporopolínico. Se han identificado un total de 242.084 palinomorfos. Respecto a la riqueza polínica, esta varía entre los 760 palinomorfos por cada gramo de sedimento del nivel  $\delta$ -3 y los 1.861.937 del H-8. Los datos de contenido palinológico de cada muestra estudiada, los de riqueza específica y los de diversidad expresada a partir del índice de Shannon, así como el comportamiento de los sedimentos frente a los principales reactivos utilizados durante el tratamiento de laboratorio se indican en la Tabla 6.1.

Nivel	N	Riqueza específica	Contenido (palinomorfos/g)	Diversidad Shannon ( <i>H</i> )	HCl	HF
$\varphi$ -5	1.857	64	237.671	2,595	-	-
$\varphi$ -4	1.395	55	249.937	2,023	-	-
$\varphi$ -3	2.422	66	24.621	2,218	-	-
$\varphi$ -2	0	0	~ 0	0,000	-	-
$\varphi$ -1	2.083	51	576.644	2,238	-	+
$\varepsilon$ $\varphi$ -4	2.149	46	62.970	1,823	-	+
$\varepsilon$ $\varphi$ -3	2.059	58	59.110	2,141	-	+++
$\varepsilon$ $\varphi$ -2	1.979	51	111.375	2,186	-	+
$\varepsilon$ $\varphi$ -1	1.638	64	5.547	2,263	-	+++
$\varepsilon$ -1	1.902	57	41.073	2,052	-	+++
$\delta$ - $\varepsilon$	1.559	27	3.872	1,166	-	+
$\delta$ -7	1.366	58	350.037	2,460	-	-
$\delta$ -6	1.552	28	8.153	2,112	-	+
$\delta$ -5	2.855	60	107.274	2,040	-	-
$\delta$ -4	1.351	41	60.795	2,271	-	-
$\delta$ -3	607	44	760	2,645	-	+
$\delta$ -2	2.793	54	133.659	1,915	-	-
$\delta$ -1	2.903	46	35.737	2,048	-	+
$\gamma$ -1	1.881	61	21.161	2,405	-	+
$\beta$ - $\gamma$	1.777	69	16.446	2,783	-	+
$\beta$ -12	1.946	65	66.790	2,203	-	+
$\beta$ -11	981	33	1.225	2,205	-	+
$\beta$ -10	2.550	95	187.351	2,799	-	+



<b>β-9</b>	1.825	72	82.080	2,597	-	+
<b>β-8</b>	2.646	79	27.486	2,341	-	+
<b>β-7</b>	1.944	74	190.598	2,798	-	-
<b>β-6</b>	2.112	64	8.929	2,276	-	+
<b>β-5</b>	1.645	59	252.884	2,432	-	-
<b>β-4</b>	2.038	75	241.200	2,683	-	-
<b>β-3</b>	2.065	82	57.978	2,931	-	+
<b>β-2</b>	3.741	78	259.053	2,092	-	-
<b>β-1</b>	0	0	~ 0	0,000	-	-
<b>α-5</b>	1.873	47	30.093	2,205	-	-
<b>α-4</b>	1.560	50	90.071	1,688	-	-
<b>α-3</b>	1.733	64	148.542	2,629	-	+
<b>α-2</b>	1.775	58	21.474	1,825	-	+
<b>α-1</b>	1.965	54	51.581	2,044	-	-
<b>Aα-3</b>	1.855	76	26.579	2,105	-	+++
<b>Aα-2</b>	1.862	95	167.280	2,597	-	+
<b>Aα-1</b>	1.046	103	28.056	3,198	-	++
<b>A-8</b>	12.924	106	295.104	1,869	-	-
<b>A-7</b>	2.930	113	125.606	2,800	-	-
<b>A-6</b>	2.270	81	427.207	2,526	-	-
<b>A-5</b>	1.492	65	29.058	2,259	-	-
<b>A-4</b>	3.559	96	360.380	2,476	-	-
<b>A-3</b>	2.405	97	377.103	2,746	-	-
<b>A-2</b>	492	32	13.255	1,775	-	-
<b>A-1</b>	4.193	115	145.862	2,572	-	-
<b>B-A</b>	1.705	65	165.952	2,541	-	-
<b>B-1</b>	3.533	103	1.030.800	2,402	-	-
<b>C-B</b>	3.088	111	154.887	2,463	-	-
<b>C-5</b>	2.828	77	394.618	2,770	-	-
<b>C-4</b>	731	39	4.625	2,113	-	-
<b>C-3</b>	1.783	55	713.571	2,007	-	-
<b>C-2</b>	1.484	65	139.218	2,468	-	-
<b>C-1</b>	2.237	64	389.902	2,199	-	-
<b>DC-4</b>	1.022	47	131.711	2,290	+	-
<b>DC-3</b>	6.454	113	259.975	1,229	-	++
<b>DC-2</b>	1.744	80	34.900	2,202	-	+
<b>DC-1</b>	1.911	108	119.000	2,476	-	++
<b>D-2</b>	2.409	81	1.106.760	2,174	-	-
<b>D-1</b>	3.562	47	809.900	1,591	-	-
<b>E-6</b>	1.741	61	522.000	2,431	-	-
<b>E-5</b>	2.992	68	748.806	2,297	-	-
<b>E-4</b>	1.979	55	390.537	2,316	-	-
<b>E-3</b>	1.647	70	421.960	2,656	-	-
<b>E-2</b>	1.700	99	237.564	2,782	-	-
<b>E-1</b>	2.914	105	1.073.723	2,512	-	-

<b>F-4</b>	1.823	79	723.044	2,514	-	-
<b>F-3</b>	2.447	85	67.676	2,690	-	+
<b>F-2</b>	3.501	96	60.096	2,873	-	+
<b>F-1</b>	1.769	90	72.930	2,768	-	-
<b>G-F</b>	1.087	46	27.175	2,172	-	+
<b>G-2</b>	3.120	80	1.226.925	2,857	-	-
<b>G-1</b>	1.544	61	213.125	2,599	-	-
<b>H-G</b>	1.365	61	73.071	2,725	-	-
<b>H-11</b>	1.967	47	22.162	2,230	-	-
<b>H-10</b>	1.699	48	107.603	2,052	-	-
<b>H-9</b>	1.677	65	45.640	2,698	-	-
<b>H-8</b>	3.099	113	1.861.937	2,912	-	-
<b>H-7</b>	1.120	61	65.411	2,715	-	-
<b>H-6</b>	1.404	56	56.800	2,414	-	-
<b>H-5</b>	1.276	33	512.424	2,180	-	-
<b>H-4</b>	4.011	59	1.271.291	1,911	-	-
<b>H-3</b>	1.310	69	299.298	2,204	-	-
<b>H-2</b>	1.531	59	10.655	2,159	-	-
<b>H-1</b>	2.758	65	122.852	1,565	-	-
<b>I-5</b>	4.251	51	58.437	1,354	-	-
<b>I-4</b>	2.024	78	39.195	2,568	-	-
<b>I-3</b>	1.142	58	11.420	2,713	-	-
<b>I-2</b>	1.119	68	18.816	2,732	-	-
<b>I-1</b>	1.548	67	129.058	2,854	-	-
<b>J-6</b>	14.049	51	93.660	0,736	-	-
<b>J-5</b>	9.044	55	120.533	0,773	-	-
<b>J-4</b>	1.277	64	69.875	2,903	-	-
<b>J-3</b>	1.516	68	149.797	2,787	-	-
<b>J-2</b>	8.819	46	1.366.218	0,620	-	-
<b>J-1</b>	1.620	67	108.333	2,747	-	-
<b>K-5</b>	0	0	~ 0	0,000	-	-
<b>K-4</b>	310	36	20.463	2,606	-	-
<b>K-3</b>	0	0	~ 0	0,000	-	-
<b>K-2</b>	0	0	~ 0	0,000	-	-
<b>K-1</b>	0	0	~ 0	0,000	++	+
<b>L-4</b>	2.682	62	36.808	2,808	-	+
<b>L-3</b>	1.176	60	177.111	3,011	-	-
<b>L-2</b>	1.529	61	105.882	2,510	-	-
<b>L-1</b>	451	31	21.422	2,538	-	-

Tabla 6.1: Características palinológicas de cada una de las muestras analizadas de la Cuenca de As Pontes: número de especímenes contabilizados (N); número de taxones identificados (riqueza específica); índice de Shannon (diversidad); contenido palinológico; resultados de la reacción de los sedimentos preparados en el laboratorio con los principales reactivos ácidos utilizados (+: reacción suave; ++: reacción moderada; +++: reacción intensa; -: sin reacción).

Los conjuntos palinológicos obtenidos presentan de manera general un excepcional estado de conservación. La riqueza específica, considerada como el número de especies identificadas en cada nivel, puede considerarse asimismo extraordinaria comparada con la de otros lignitos paleógenos europeos (Roche, 1965; Bruch, 1998; Kovar-Eder, 1998; Worobiec, 2009; Akkiraz *et al.*, 2012). No se ha apreciado relación entre los valores de riqueza y el tipo de sedimento. En la muestra con mayor riqueza específica (A-1) se han identificado 115 taxones mientras que la que posee menor (L-1) tiene 31. Las secuencias de lignito-terrágenos con mayor riqueza específica (las únicas con un valor promedio por encima de 80) son F, B y A, todas ellas en la parte media de la sucesión. En la Figura 6.1 se aprecia que los valores más elevados, tanto de riqueza como de contenido palinológico, se concentran en un intervalo que va desde la parte superior de la secuencia H (Rupeliense) hasta la capa de terrígenos A- $\alpha$  (Chattiense). Estos contrastan con los de la base y el techo de la sucesión, en donde la riqueza y el contenido palinológico son más bajos. En concreto, las secuencias K y  $\delta$  mostraron valores medios de riqueza específica por debajo de 50. En K, cuatro de las cinco muestras estudiadas fueron prácticamente estériles. La ausencia de miosporas contrasta, sin embargo, con la abundancia de colonias de *Botryococcus*. Por otra parte,  $\beta$  presentó un nivel de riqueza específica y contenido palinológico intermedio entre las más ricas en especies y las más pobres.

Existen múltiples índices para medir la diversidad de una comunidad ecológica. Entre ellos, la riqueza específica es el indicador más simple y uno de los más útiles debido a su amplia utilización en estudios palinológicos, lo cual permite su comparación directa con otros trabajos. Sin embargo, esta medida tiene el inconveniente de que sus valores aumentan a medida que se incrementa el tamaño de la muestra (Birks *et al.*, 2016), como se observa en los diagramas de acumulación específica que hemos elaborado (Fig. 3.8).

El índice de Shannon nos da una idea más aproximada de la diversidad real de la paleovegetación, ya que tiene en cuenta tanto la riqueza específica como la abundancia relativa de cada taxón en los conjuntos palinológicos (Magurran, 2003; Birks *et al.*, 2016). De forma general, se observa que las muestras con mayor riqueza o con mayor contenido palinológico no son necesariamente las más diversas (Fig. 6.1). Así, los niveles con un índice más alto ( $H > 3$ ) fueron L-3 y A $\alpha$ -1, ambos con un escaso contenido palinológico. La baja diversidad ( $H < 1$ ) de J-2, J-5 y J-6 se explica por la presencia de *Cyrtillaepollenites* con porcentajes por encima del 90% en estas muestras. El resto de los niveles la presentaron elevada ( $H > 1$ ), por lo que en conjunto podemos considerar que las asociaciones de As Pontes

tienen una alta diversidad. Las secuencias con una mayor diversidad promedio fueron L y F ( $H > 2,7$ ), mientras que J y D fueron las que la presentaron menor ( $H < 2$ ).

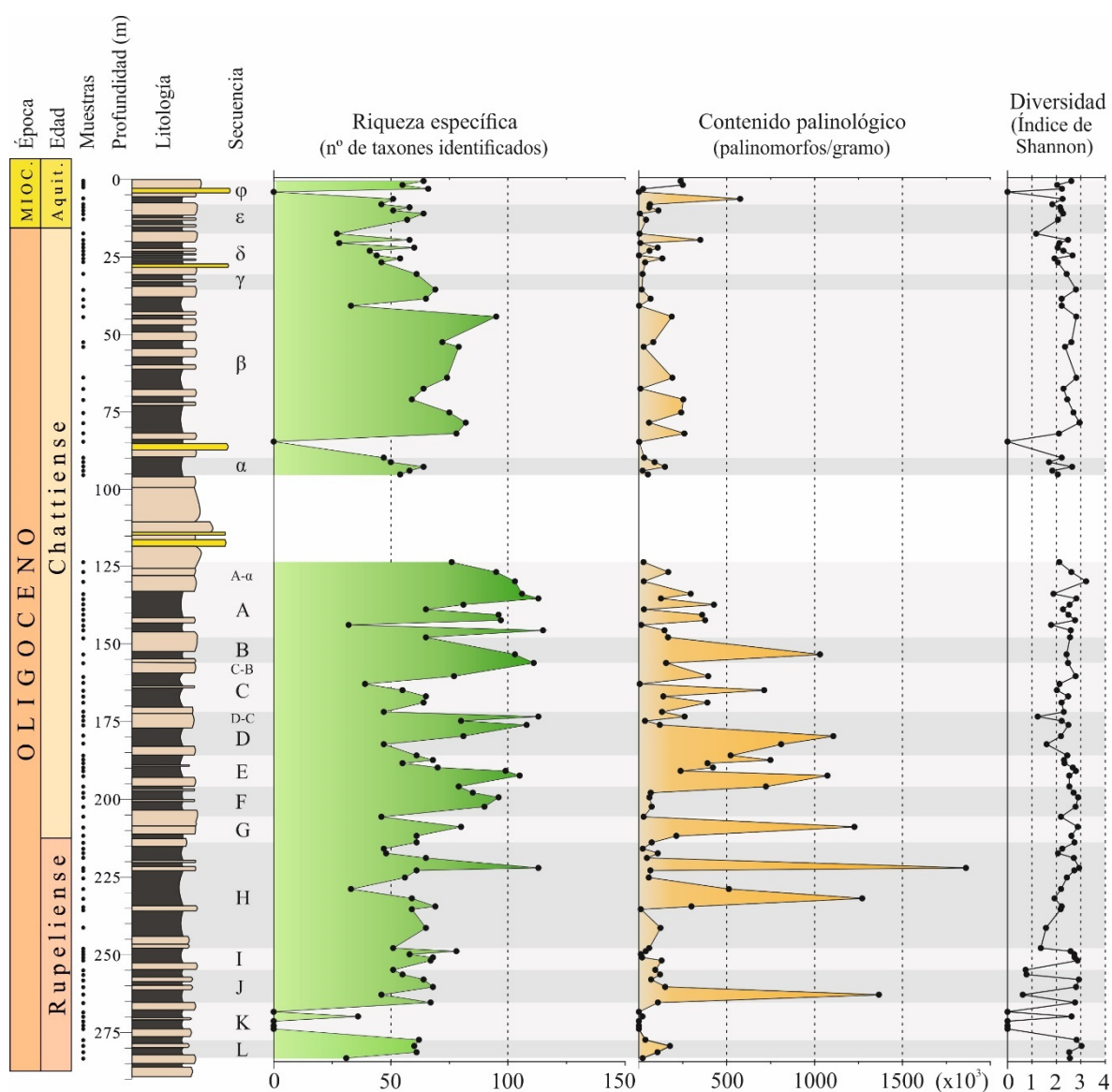


Figura 6.1: Representación gráfica de los valores de riqueza específica, contenido palinológico y diversidad según el índice de Shannon en la serie estratigráfica de As Pontes.

Considerando todos los niveles estudiados, se han identificado 344 taxones (Tabla 6.2). De estos, 228 fueron producidos por angiospermas, 20 por gimnospermas, 61 por pteridófitos (incluyendo licófitos), 12 por briófitos, 13 por algas, siete por hongos y tres de ellos corresponden a organismos sin determinar. De los 344, se han identificado 265 a nivel específico, 63 a nivel genérico, cuatro a nivel de familia y a 12 no se les ha podido asignar ningún rango taxonómico (Fig. 6.2).

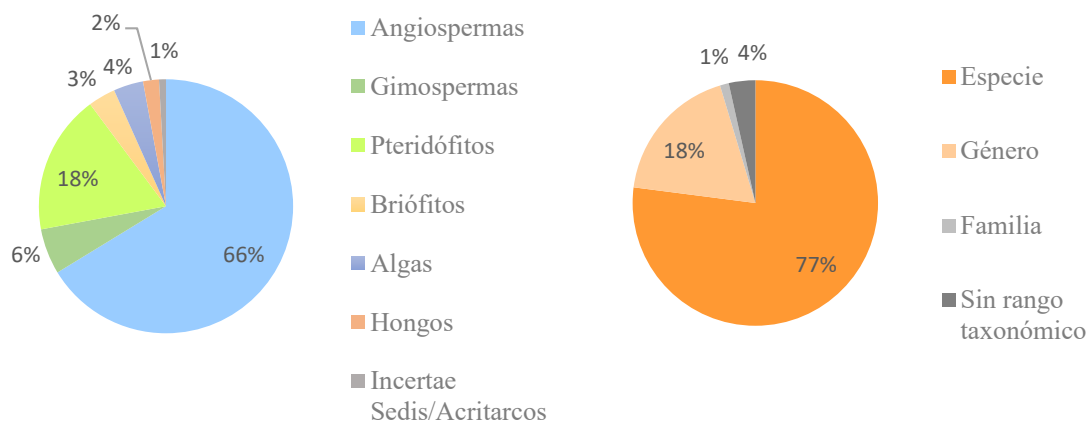


Figura 6.2: Taxones identificados en la Cuenca de As Pontes de acuerdo a la división o grupo botánico al que pertenecen (izquierda) y al nivel taxonómico al que han sido adscritos (derecha).

TAXONES	AFINIDAD BOTÁNICA
<b>Hongos y acritarcos</b>	
Acritarco gen. et sp. indet.	-
<i>Entophlyctis</i> sp. 1	<i>Entophlyctis</i>
Estructura fúngica tipo 1	-
Estructura fúngica tipo 2	-
Estructura fúngica tipo 3	-
Estructura fúngica tipo 4	-
Estructura fúngica tipo 5	-
Estructura fúngica tipo 6	-
<b>Algas</b>	
<i>Botryococcus braunii</i>	<i>Botryococcus braunii</i>
<i>Gelasinicysta vangeelii</i>	Zygnemataceae
<i>Leiosfera</i> sp. 1	-
<i>Leiosfera</i> sp. 2	-
<i>Leiosfera</i> sp. 3	-
<i>Ovoidites elongatus</i>	Zygnemataceae, <i>Spirogyra</i>
<i>Ovoidites ligneolus</i>	Zygnemataceae, <i>Spirogyra</i>
<i>Ovoidites minoris</i>	Zygnemataceae, <i>Spirogyra</i>
<i>Ovoidites vangeelii</i>	Zygnemataceae, <i>Spirogyra</i>
<i>Pterospermella</i> sp. 1	Prasinophyceae
<i>Sigmopollis pseudosetarius</i>	-
<i>Stigmozygodites</i> spp.	Zygnemataceae, <i>Spirogyra</i>
<i>Tetraporina</i> spp.	Zygnemataceae, <i>Spirogyra</i>
<b>Briófitos (sensu lato)</b>	
<i>Anthocerisporis bohemicus</i>	Anthocerothaceae
<i>Distancoraesporis ancoris</i>	Sphagnaceae
<i>Distverrusporis</i> sp. 1	Sphagnaceae
<i>Rudolphisporis rudolphi</i>	Anthocerothaceae
<i>Saxosporis</i> sp. 1	Anthocerothaceae
<i>Stereisporites</i> cf. <i>megastereis</i>	Sphagnaceae
<i>Stereisporites cyclus</i>	Sphagnaceae

<i>Stereisporites gracilioides</i>	Sphagnaceae
<i>Stereisporites leipischensis</i>	Sphagnaceae
<i>Stereisporites minor</i>	Sphagnaceae
<i>Stereisporites stereoides</i>	Sphagnaceae
<i>Stereisporites welzowensis</i>	Sphagnaceae
<b>Pteridófitos (sensu lato)</b>	
<i>Baculatisporites nanus</i>	Osmundaceae, <i>Osmunda</i>
<i>Baculatisporites ovalis</i>	Osmundaceae, <i>Osmunda</i>
<i>Baculatisporites primarius</i>	Osmundaceae, <i>Osmunda</i>
<i>Baculatisporites quintus</i>	Osmundaceae, <i>Osmunda</i>
<i>Baculatisporites</i> sp. 1	Osmundaceae, <i>Osmunda</i>
<i>Camazonosporites</i> cf. <i>minoris</i>	Lycopodiaceae, <i>Lycopodiella</i>
<i>Camazonosporites heskemensis</i>	Lycopodiaceae, <i>Lycopodiella</i>
<i>Camazonosporites lusatensis</i>	Lycopodiaceae, <i>Lycopodiella</i>
<i>Camazonosporites semilevis</i>	Lycopodiaceae, <i>Lycopodiella</i>
<i>Cicatricosisporites</i> sp. 1	Schizaeaceae, <i>Anemia</i> , <i>Mohria</i>
<i>Concavisporites hungaricus</i>	Gleicheniaceae
<i>Concavisporites minimus</i>	Gleicheniaceae
<i>Concavisporites rugulatus</i>	Gleicheniaceae
<i>Corrugatisporites multivallatus</i>	Lygodiaceae, <i>Lygodium</i>
<i>Corrugatisporites</i> sp. 1	Lygodiaceae, <i>Lygodium</i>
<i>Echinatisporis clavatus</i>	Selaginellaceae, <i>Selaginella delicatula</i>
<i>Echinatisporis cycloides</i>	Selaginellaceae, <i>Selaginella</i>
<i>Echinatisporis miocenicus</i>	Selaginellaceae, <i>Selaginella</i>
<i>Echinatisporis</i> sp. 1	Selaginellaceae, <i>Selaginella</i>
<i>Echinatisporis</i> sp. 2	Selaginellaceae, <i>Selaginella</i>
<i>Favoisporis trifavus</i>	Pteridaceae, Ophioglossaceae, Hymenophyllaceae
<i>Hamulatisporis rarus</i>	Lycopodiaceae, <i>Lycopodiella</i>
<i>Hydrosporites levis</i>	<i>Azolla</i> , <i>Salvinia</i>
<i>Inundatisporis</i> cf. <i>granulus</i>	Lycopodiaceae, <i>Lycopodiella</i>
<i>Laevigatosporites gracilis</i>	-
<i>Laevigatosporites haardti</i>	-
<i>Laevigatosporites major</i>	-
<i>Leiotriletes apheles</i>	-
<i>Leiotriletes maximus</i>	Lygodiaceae, <i>Lygodium</i>
<i>Leiotriletes maxoides</i>	Lygodiaceae, <i>Lygodium</i>
<i>Leiotriletes microlepioidites</i>	Dennstaedtiaceae, <i>Microlepis</i>
<i>Leiotriletes neddenioides</i>	-
<i>Leiotriletes seidewitzensis</i>	-
<i>Leiotriletes wolffii</i>	Lygodiaceae
<i>Lusatisporis</i> cf. <i>punctatus</i>	Selaginellaceae, <i>Selaginella selowii</i>
<i>Microfoveolatosporis ellipsoideus</i>	Schizaeaceae, <i>Schizaea</i>
<i>Microfoveolatosporis neogranuloides</i>	Schizaeaceae, <i>Schizaea pennula</i>
<i>Monoleiotriletes gracilis</i>	-
<i>Monoleiotriletes minimus</i>	-
<i>Neogenisporis crassicus</i>	Gleicheniaceae, <i>Hicriopteris</i>
<i>Neogenisporis</i> fsp. 2 en Krutzsch 1962	Gleicheniaceae
<i>Ophioglossisporis rotundus</i>	Ophioglossaceae, <i>Ophioglossum</i> , <i>Ophioderma</i>
<i>Polypodiaceoisporites lusaticus</i>	Pteridaceae, <i>Pteris biaurita</i>
<i>Polypodiaceoisporites marxheimensis</i>	-

<i>Retitriteles</i> cf. <i>pseudoclavatus</i>	Lycopodiaceae, <i>Lycopodium</i>
<i>Toroisporis</i> ( <i>Toroisporis</i> )? <i>pliocaenicus</i>	Cyatheaceae, Lygodiaceae
<i>Toroisporis</i> cf. ( <i>Toroisporis</i> ) <i>stuchlikii</i>	Cyatheaceae, Lygodiaceae
<i>Toroisporis</i> sp. 1	Cyatheaceae, Lygodiaceae
<i>Undulatisporites</i> sp. 3 en Cavagnetto 2002	Gleicheniaceae, Lindsaeaceae
<i>Undulatisporites structuris</i>	Gleicheniaceae, Lindsaeaceae
<i>Verrucatosporites alienus</i>	Davalliaceae, <i>Davallia trichomanoides</i>
<i>Verrucatosporites bockwitzensis</i>	Polypodiaceae
<i>Verrucatosporites favus</i>	Dennstaedtiaceae, <i>Paesia</i>
<i>Verrucatosporites histiopteroides</i>	Dennstaedtiaceae, <i>Histiopteris incisa</i>
<i>Verrucatosporites irregularis</i>	Polypodiaceae, <i>Microgramma</i> , <i>Campyloneurum</i> , <i>Polypodium</i>
<i>Verrucatosporites megabalticus</i>	Polypodiaceae, <i>Polypodium</i>
<i>Verrucatosporites tenellis</i>	<i>Davallia</i> , <i>Polypodium</i>
<i>Verrucingulatisporites granulatus</i>	Pteridaceae
<i>Verrucingulatisporites undulatus</i>	Pteridaceae
<i>Verrucingulatisporites</i> sp. 1	Pteridaceae

### **Gymnospermas**

<i>Abiespollenites</i> cf. <i>maximus</i>	Pinaceae, <i>Abies</i>
<i>Cathayapollis potonie</i>	Pinaceae, <i>Cathaya</i>
<i>Cathayapollis scheuringii</i>	Pinaceae, <i>Cathaya</i>
<i>Cedripites</i> cf. <i>lusaticus</i>	Pinaceae, <i>Cedrus</i>
<i>Cupressacites bockwitzensis</i>	Cupressaceae
<i>Cupressacites insulipapillatus</i>	Cupressaceae
<i>Cycadopites lusaticus</i>	Cycadaceae
<i>Cycadopites</i> sp. 1	Cycadaceae
<i>Cycadopites</i> ? sp.	Cycadaceae
<i>Distachyapites bernheidensis</i>	Ephedraceae
<i>Distachyapites lusaticus</i>	Ephedraceae
<i>Inaperturopollenites concedipites</i>	Cupressaceae
<i>Inaperturopollenites dubius</i>	Cupressaceae
<i>Inaperturopollenites verrupapillatus</i>	Cupressaceae
<i>Piceapollis praemarianus</i>	Pinaceae, <i>Picea</i>
<i>Pinuspollenites labdacus</i>	Pinaceae, <i>Pinus</i>
<i>Sciadopityspollenites serratus</i>	Sciadopityaceae
<i>Sequoiapollenites</i> sp.	Cupressaceae, <i>Sequoiadendron</i> , <i>Metasequoia</i> , <i>Cryptomeria</i>
<i>Zonalapollenites igniculus</i>	Pinaceae, <i>Tsuga</i>
<i>Zonalapollenites verrucatus</i>	Pinaceae, <i>Tsuga</i>

### **Angiospermas**

<i>Aceripollenites striatus</i>	Sapindaceae, <i>Acer</i>
<i>Aglaoreidia pristina</i>	-
<i>Alnipollenites metaplasma</i>	Betulaceae, <i>Alnus</i>
<i>Alnipollenites verus</i>	Betulaceae, <i>Alnus</i>
<i>Araliaceoipollenites</i> cf. <i>euphorii</i>	Araliaceae, <i>Acantopanax</i> , <i>Aralia</i>
<i>Araliaceoipollenites reticuloides</i>	Araliaceae, <i>Hedera helix</i>
<i>Arecipites</i> cf. <i>brandisensis</i>	Arecaceae
<i>Arecipites convexus</i>	Arecaceae
<i>Arecipites klettitzensis</i>	Arecaceae
<i>Arecipites longicolpatus</i>	Amaryllidaceae, Araceae, Arecaceae
<i>Arecipites minireticulatus</i>	Arecaceae

<i>Arecipites papillosus</i>	Araceae, Arecaceae, Butomaceae
<i>Arecipites symmetricus</i>	Amaryllidaceae, Araceae, Arecaceae
<i>Basopollis periodus</i>	-
<i>Betulaepollenites microexcelsus</i>	Betulaceae, <i>Betula</i>
<i>Boehleisipollis</i> cf. <i>hohli</i>	-
<i>Bombacacidites isoreticulatus</i>	Malvaceae, Bombacoideae, Sterculioideae
<i>Bombacacidites reticulatus</i>	Malvaceae, Bombacoideae, Sterculioideae
<i>Buxapollis buxoides</i>	Buxaceae, <i>Buxus</i>
<i>Caprifoliipites sambucoides</i>	Adoxaceae, <i>Sambucus</i>
<i>Carpinipites carpinoides</i>	Betulaceae, <i>Carpinus</i>
<i>Caryapollenites eograxis</i>	Juglandaceae, <i>Carya</i>
<i>Caryapollenites simplex</i>	Juglandaceae, <i>Carya</i>
<i>Celtipollenites</i> cf. <i>intrastructurus</i>	Cannabaceae, <i>Celtis pallida</i>
<i>Celtipollenites</i> cf. <i>komloensis</i>	Cannabaceae, <i>Celtis occidentalis</i>
<i>Celtipollenites</i> sp. 1	Cannabaceae, <i>Celtis</i>
<i>Chenopodipollis multiplex</i>	Amaranthaceae
<i>Chenopodipollis</i> sp. 1	Amaranthaceae
<i>Chenopodipollis</i> sp. 2	Amaranthaceae
<i>Cistacearumpollenites rotundus</i>	Cistaceae
<i>Compositoipollenites minimus</i>	Icacinaceae
<i>Compositoipollenites rhizophorus</i>	Icacinaceae
<i>Cornaceaepollis</i> sp. 1	Cornaceae, <i>Cornus</i>
<i>Cornaceaepollis</i> sp. 2	Cornaceae, <i>Cornus</i>
<i>Corsinipollenites oculusnoctis</i>	Onagraceae
<i>Corsinipollenites parvus</i>	Onagraceae
<i>Corylopsisipollenites</i> cf. <i>microreticulatus</i>	Hamamelidaceae, <i>Corylopsis</i>
<i>Cupanieidites eucalyptoides</i>	Myrtaceae
<i>Cupanieidites orthoteichus</i>	Sapindaceae, <i>Mischocarpus</i> , <i>Cupaniopsis</i> , <i>Rhysotoechia</i> , <i>Toechema</i>
<i>Cupuliferoipollenites oviformis</i>	Fagaceae, <i>Castanea</i> , <i>Castanopsis</i> , <i>Lithocarpus</i>
<i>Cyperaceaepollis neogenicus</i>	Cyperaceae, <i>Carex</i> , <i>Cladium</i>
<i>Cyperaceaepollis piriformis</i>	Cyperaceae, <i>Bulboschemus</i> , <i>Cladium</i> , <i>Eleocharis</i>
<i>Cyrillaceaepollenites brühlensis</i>	Cyrillaceae
<i>Cyrillaceaepollenites exactus</i>	Cyrillaceae
<i>Cyrillaceaepollenites megaexactus</i>	Cyrillaceae
<i>Dicolpopollis kockelii</i>	Arecaceae, <i>Calamus</i>
<i>Dicolpopollis</i> sp. 1	Arecaceae, <i>Calamus</i>
<i>Dicolporopollenites middendorfii</i>	-
<i>Diospyrospollenites ovalis</i>	Ebenaceae, <i>Diospyros</i>
<i>Droseridites</i> sp. 1	Droseraceae, <i>Drosera</i>
<i>Emmapollis major</i>	Chloranthaceae
<i>Emmapollis</i> sp. 1	Chloranthaceae
<i>Ericipites callidus</i>	Ericaceae, <i>Calluna</i> , <i>Vaccinium</i>
<i>Ericipites ericius</i>	Ericaceae, <i>Calluna</i> , <i>Vaccinium</i> , <i>Daboecia</i>
<i>Eucommiapollis</i> aff. <i>minor</i>	Eucommiaceae, <i>Eucommia</i>
<i>Eucommiapollis</i> sp. 1	Eucommiaceae, <i>Eucommia</i>
<i>Fraxinipollis</i> aff. <i>oblatus</i>	Oleaceae, <i>Fraxinus</i>
<i>Gothanipollis gothanii</i>	Loranthaceae
<i>Gothanipollis loranthoides</i>	Loranthaceae, <i>Loranthus</i>
<i>Gothanipollis raerius</i>	Loranthaceae
<i>Gothanipollis</i> sp. 1	Loranthaceae



<i>Graminidites cf. bambusoides</i>	Poaceae, <i>Bambusa</i>
<i>Graminidites crassiglobosus</i>	Poaceae
<i>Graminidites pseudogramineus</i>	Poaceae
<i>Graminidites</i> sp. 1	Poaceae
<i>Ilexpollenites iliacus</i>	Aquifoliaceae, <i>Ilex aquifolium</i> , <i>I. macrocarpa</i>
<i>Ilexpollenites margaritatus</i>	Aquifoliaceae, <i>Ilex asprella</i>
<i>Ilexpollenites propinquus</i>	Aquifoliaceae, <i>Ilex</i>
<i>Interpollis cf. supplingensis</i>	-
<i>Interporopollenites elector</i>	-
<i>Intratiporopollenites polonicus</i>	Malvaceae, <i>Tilia</i>
<i>Liliacidites crassisulcatus</i>	-
<i>Lonicerapollis gallwitzii</i>	Caprifoliaceae, <i>Lonicera</i> , <i>Triosteum</i>
<i>Lonicerapollis</i> sp. 1	Caprifoliaceae, <i>Lonicera</i> , <i>Triosteum</i>
<i>Lythraceapollenites bavaricus</i>	Lythraceae, <i>Lawsonia</i>
<i>Lythraceapollenites decodonensis</i>	Lythraceae, <i>Decodon</i>
<i>Lythraceapollenites striatus</i>	Lythraceae, <i>Lafoensia</i>
<i>Magnoliaepollenites cf. neogenicus</i>	Magnoliaceae, <i>Magnolia</i>
Melastomataceae gen. et sp. indet.	Melastomataceae
<i>Meliaceoidites cf. angustiporatus</i>	-
Microfósil sp. 1	-
<i>Momipites gracilis</i>	Juglandaceae, <i>Engelhardia</i>
<i>Momipites punctatus</i>	Juglandaceae, <i>Engelhardia</i>
<i>Momipites quietus</i>	Juglandaceae, <i>Engelhardia</i>
<i>Multiporopollenites maculosus</i>	Juglandaceae, <i>Juglans</i>
<i>Myricipites bituitus</i>	Myricaceae, <i>Myrica</i> , <i>Comptonia</i>
<i>Myricipites coryphaeus</i>	Myricaceae, <i>Myrica</i> , <i>Comptonia</i>
<i>Myricipites microcoryphaeus</i>	Myricaceae, <i>Myrica</i> , <i>Comptonia</i>
<i>Myricipites myricoides</i>	Myricaceae, <i>Myrica</i> , <i>Comptonia</i>
<i>Myricipites peregriniformis</i>	Myricaceae, <i>Myrica</i> , <i>Comptonia</i>
<i>Myrtaceidites aff. parvus</i>	Myrtaceae, <i>Myrtus communis</i>
<i>Nagyipollis</i> sp. 1	Buxaceae
<i>Nagyipollis</i> sp. 2	Buxaceae
<i>Nupharipollis echinatus</i>	Nymphaeaceae, <i>Nuphar</i>
<i>Nymphaeapollenites</i> sp. 1	Nymphaeaceae, <i>Nymphaea</i>
<i>Nymphaeapollenites</i> sp. 2	Nymphaeaceae, <i>Nymphaea</i>
<i>Nymphaeapollenites</i> sp. 3	Nymphaeaceae, <i>Nymphaea</i>
<i>Nymphaeapollenites</i> sp. 4	Nymphaeaceae, <i>Nymphaea</i>
<i>Nyssapollenites accesorius</i>	Cornaceae, <i>Nyssa</i>
<i>Nyssapollenites contortus</i>	Cornaceae, <i>Nyssa</i>
<i>Nyssapollenites pseudocruciatus</i>	Cornaceae, <i>Nyssa</i>
<i>Olaxipollis matthesii</i>	Olacaceae, <i>Olax</i>
<i>Oleoidearumpollenites macroreticulatus</i>	Oleaceae, <i>Ligustrum</i> , <i>Syringa</i>
<i>Oleoidearumpollenites reticulatus</i>	Oleaceae, <i>Olea</i>
<i>Oligopollis andreanus</i>	Fagaceae?, <i>Trigonobalanus?</i>
<i>Orapollis potsdamensis</i>	Alismataceae, <i>Alisma</i>
<i>Ostryoipollenites rhenanus</i>	Betulaceae, <i>Ostrya</i>
<i>Ostryoipollenites</i> sp. 1	Betulaceae, <i>Ostrya</i>
<i>Ostryoipollenites</i> sp. 2	Betulaceae, <i>Ostrya</i>
<i>Parthenopollenites formosus</i>	Vitaceae, <i>Leea?</i>
<i>Parthenopollenites marcodurensis</i>	Vitaceae, <i>Ampeloxis</i> , <i>Cayratia</i> , <i>Cissus</i> , <i>Parthenocissus</i>
<i>Parthenopollenites neshobensis</i>	Vitaceae
<i>Pentapollenites striatus</i> subsp. <i>striatus</i>	-

<i>Pentapollenites pentangulus</i>	-
<i>Pentapollenites regulatius</i>	-
<i>Pentapollenites striatus</i> subsp. <i>parastriatus</i>	-
<i>Perfotricolpites digitatus</i>	Convolvulaceae, <i>Convolvulus</i>
<i>Periporopollenites orientalisformis</i>	Altingiaceae, <i>Liquidambar orientalis</i>
<i>Periporopollenites stigmosus</i>	Altingiaceae, <i>Liquidambar styraciflua</i>
<i>Plantaginacearumpollenites</i> cf. <i>miocaenicus</i>	Plantaginaceae, <i>Plantago</i>
<i>Platanipollis ipelensis</i>	Platanaceae, <i>Platanus</i>
<i>Platycaryapollenites anticyclus</i>	Juglandaceae, <i>Platycarya</i>
<i>Platycaryapollenites miocaenicus</i>	Juglandaceae, <i>Platycarya</i>
<i>Platycaryapollenites platycaryoides</i>	Juglandaceae, <i>Platycarya</i>
<i>Plicatopollis hungaricus</i>	Juglandaceae
<i>Plicatopollis lunatus</i>	Juglandaceae
<i>Plicatopollis plicatus</i>	Juglandaceae
<i>Polyadopollenites</i> aff. <i>pflugii</i>	Mimosoideae, <i>Acacia</i>
<i>Polyatriopollenites stellatus</i>	Juglandaceae, <i>Pterocarya</i>
<i>Polycolpites helmstedtensis</i>	Malpighiaceae?, Rubiaceae?
<i>Polycolpites</i> sp. 1	Lamiaceae
<i>Potamogetonacidites ovalis</i>	Potamogetonaceae, <i>Potamogeton</i>
<i>Pseudospinaepollis pseudospinosus</i>	Buxaceae
<i>Psilatricolporites</i> cf. <i>operculatus</i>	Euphorbiaceae, <i>Alchornea</i>
<i>Punctilongisulcites punctiechinatus</i>	Hydrocharitaceae, <i>Stratiotes</i>
<i>Punctilongisulcites</i> sp. 1	Hydrocharitaceae
<i>Quercoidites microhenrici</i>	Fagaceae, <i>Quercus</i>
<i>Quercopollenites granulatus</i>	Fagaceae, <i>Quercus petrea</i> , <i>Q. conferta</i>
<i>Quercopollenites rubroides</i>	Fagaceae, <i>Quercus rubra</i>
Ranunculaceae gen. et sp. indet. 1	Ranunculaceae
<i>Reevesiapollis arslanensis</i>	Malvaceae, <i>Reevesia</i>
<i>Reevesiapollis reticulatus</i>	Malvaceae, <i>Reevesia</i>
<i>Reevesiapollis triangulus</i>	Malvaceae, <i>Reevesia</i>
<i>Retitricolporites</i> cf. <i>irregularis</i>	Euphorbiaceae, <i>Amanoa</i>
<i>Rhamnaceapollenites triquetrus</i>	Rhamnaceae, <i>Rhamnus</i> , <i>Frangula</i>
<i>Rhuspollenites</i> sp. 1	Anacardiaceae, <i>Rhus</i>
<i>Rhuspollenites striaticus</i>	Anacardiaceae, <i>Rhus</i>
Rosaceae gen et sp. indet. 2	Rosaceae
Rosaceae gen. et sp. indet. 1	Rosaceae
<i>Rutacearumpollenites komloensis</i>	Rutaceae, <i>Poncirus</i>
<i>Rutacearumpollenites pteleoides</i>	Rutaceae, <i>Ptelea</i>
<i>Rutacearumpollenites rutaceoides</i>	Rutaceae
<i>Rutacearumpollenites</i> sp. 1	Rutaceae
<i>Rutacearumpollenites</i> sp. 2	Rutaceae
<i>Salixipollenites capreaformis</i>	Salicaceae, <i>Salix</i>
<i>Salixipollenites densibaculatus</i>	Salicaceae, <i>Salix</i>
<i>Sapotaceoidaepollenites abditus</i>	Sapotaceae
<i>Sapotaceoidaepollenites</i> cf. <i>microellipsus</i>	Sapotaceae
<i>Sapotaceoidaepollenites manifestus</i>	Sapotaceae
<i>Sapotaceoidaepollenites obscurus</i>	Sapotaceae
<i>Sapotaceoidaepollenites rotundus</i>	Sapotaceae
<i>Sapotaceoidaepollenites?</i> sp. 1	Sapotaceae
<i>Scabratricolporites sapiimimus</i>	Euphorbiaceae, <i>Sapium</i>
<i>Slovakipollis čechoviči</i>	Elaeagnaceae, <i>Elaeagnus</i>
<i>Slovakipollis hippophaëoides</i>	Elaeagnaceae, <i>Elaeagnus</i>
<i>Sparganiaceapollenites magnoides</i>	Typhaceae, <i>Sparganium</i> , <i>Typha</i>

<i>Sparganiaceapollenites neogenicus</i>	Typhaceae, <i>Sparganium</i> , <i>Typha</i>
<i>Sparganiaceapollenites polygonalis</i>	Typhaceae, <i>Sparganium</i> , <i>Typha</i>
<i>Spinulaepollis arceuthobioides</i>	Santalaceae, <i>Arceuthobium</i>
<i>Stephanocolporites</i> sp. 1	Icacinaeae?, <i>Desmostachys</i> ?
<i>Subtriporopollenites anulatus</i> subsp. <i>nanus</i>	Juglandaceae
<i>Subtriporopollenites scissus</i>	-
<i>Symplocoipollenites calauensis</i>	Symplocaceae, <i>Symplocos</i>
<i>Symplocoipollenites maturus</i>	Symplocaceae, <i>Symplocos myrtacea</i> , <i>S. paniculata</i>
<i>Symplocoipollenites rarobaculatus</i>	Symplocaceae, <i>Symplocos lenormandiana</i>
<i>Symplocoipollenites triangulus</i>	Symplocaceae, <i>Symplocos tinctoria</i>
<i>Symplocoipollenites vestibulum</i>	Symplocaceae, <i>Symplocos alata</i>
aff. <i>Tetracentracearumpollenites minimus</i>	-
<i>Tetracolporopollenites</i> cf. <i>boureaui</i>	Meliaceae?, <i>Aglaia</i> ?
<i>Tetracolporopollenites sapotoides</i>	Sapotaceae, <i>Mimusops</i>
Tipo <i>Disanthus</i>	Hamamelidaceae, <i>Disanthus</i>
Tipo <i>Distylium</i>	Hamamelidaceae, <i>Distylium</i>
Tipo <i>Embolanthera</i>	Hamamelidaceae, <i>Embolanthera</i>
Tipo <i>Lemna</i>	Lemnaceae?, <i>Lemna</i> ?
Tipo <i>Maytenus</i>	Euphorbiaceae, <i>Maytenus</i>
Tipo <i>Polygonum</i>	Polygonaceae, <i>Polygonum</i>
<i>Toddaliapollenites typicus</i>	Rutaceae, <i>Toddalia</i>
<i>Toddaliapollenites</i> sp. 1	Rutaceae, <i>Toddalia</i>
<i>Triatriopollenites rurensis</i>	Myricaceae, <i>Myrica</i> , <i>Comptonia</i>
<i>Tricolpopollenites</i> sp. 1	-
<i>Tricolpopollenites</i> sp. 2	-
<i>Tricolporopollenites crassiexinus</i>	Celastraceae, <i>Microtropis</i> ?
<i>Tricolporopollenites</i> cf. <i>deliberatus</i>	<i>Tetraena</i> ?, <i>Salix</i> ?, <i>Azara</i> ?
<i>Tricolporopollenites dolium</i>	Fagaceae, Fagoideae
<i>Tricolporopollenites edmundi</i>	Mastixiaceae, Cornaceae, Araliaceae
<i>Tricolporopollenites fallax</i>	Fabaceae, Faboideae
<i>Tricolporopollenites indeterminatus</i>	Hamamelidaceae, <i>Parrotia</i> , <i>Hamamelis</i> , <i>Mytilaria</i> , <i>Fothergilla</i>
<i>Tricolporopollenites liblarensis</i>	Fabaceae, Faboideae
<i>Tricolporopollenites pseudocingulum</i>	Styracaceae?, Fagaceae?, Anacardiaceae?
<i>Tricolporopollenites quisqualis</i>	Fabaceae, Faboideae
<i>Tricolporopollenites rosacearum</i>	Rosaceae, <i>Rosa</i>
<i>Tricolporopollenites</i> sp. 1	Pittosporaceae?, <i>Pittosporum</i> ?
<i>Tricolporopollenites</i> sp. 2	-
<i>Tricolporopollenites</i> sp. 3	-
<i>Tricolporopollenites</i> sp. 4	Cornaceae, <i>Cornus</i>
<i>Tricolporopollenites</i> sp. 5	-
<i>Tricolporopollenites</i> sp. 6	-
<i>Tricolporopollenites spinus</i>	-
<i>Tricolporopollenites striatoreticulatus</i>	-
<i>Tricolporopollenites vancampoe</i>	-
<i>Tricolporopollenites villensis</i>	Fagaceae, Fagoideae, Castaneoideae
<i>Triporopollenites coryloides</i>	Betulaceae, <i>Corylus</i>
<i>Triporopollenites robustus</i>	Betulaceae?, Myricaceae?
<i>Triporopollenites urticoides</i>	Urticaceae, <i>Urtica</i>
<i>Trivestibulopollenites betuloides</i>	Betulaceae, <i>Betula</i>
<i>Tubulifloridites macroechinatus</i>	Asteraceae, Asteroideae
<i>Tubulifloridites</i> sp. 1	Asteraceae, Asteroideae

<i>Ulmipollenites maculosus</i>	Ulmaceae, <i>Ulmus</i>
<i>Ulmipollenites stillatus</i>	Ulmaceae, <i>Ulmus</i>
<i>Ulmipollenites tricostatus</i>	Ulmaceae, <i>Pteroceltis</i>
<i>Ulmipollenites undulosus</i>	Ulmaceae, <i>Ulmus</i>
<i>Umbelliferoipollenites</i> cf. <i>tenuis</i>	Apiaceae, <i>Aegopodium</i> , <i>Astrania</i> , <i>Carum</i>
<i>Verrutricolporites irregularis</i>	Fagaceae, <i>Quercus</i>
<i>Verrutricolporites theacoides</i>	Fagaceae, Fagoideae
<i>Vitispollenites tener</i>	Vitaceae, <i>Vitis</i>
<i>Vitispollenites</i> sp. 1	Vitaceae
<i>Vitispollenites</i> sp. 2	Vitaceae
<i>Zelkovaepollenites thiergartii</i>	Ulmaceae, <i>Zelkova</i>

Tabla 6.2: Listado completo y afinidad botánica de los palinomorfos identificados en la Cuenca de As Pontes. En los casos en los que se desconoce su parentesco o el sugerido en el capítulo 5 (Sistemática) corresponde a más de tres familias diferentes, esta no se ha indicado.

## 6.2 Distribución y abundancia

Para poder analizar las variaciones en los porcentajes relativos de los distintos taxones identificados a lo largo de la sucesión, hemos elaborado 11 diagramas semicuantitativos en los que indicamos la distribución estratigráfica y abundancia de cada uno de ellos (Figs. 6.3–6.13). Por su parte, los elementos con mayor abundancia se han representado en un diagrama palinológico cuantitativo porcentual (Fig. 6.14). Para cada uno de los tres periodos estudiados que se encuentran representados en la serie estratigráfica (Rupeliense, Chattiense y Aquitaniense), se ha realizado un diagrama palinológico adicional. En estos, los niveles se representan según su posición respecto a la columna estratigráfica sintética de la mina de As Pontes (Santanach *et al.*, 2005). En estos diagramas, algunas especies pertenecientes a un mismo género se han agrupado cuando esto no suponía pérdida de información paleoecológica o bioestratigráfica. Por otra parte, en los taxones *Cupuliferoipollenites oviformis*, *Spinulaepollis arceuthobioides*, *Caryapollenites simplex*, *Oleoidearumpollenites reticulatus*, *Platycaryapollenites miocaenicus*, *Tricolporopollenites* cf. *boureaui*, *Olaxipollis matthesii*, *Tricolporopollenites crassiexinus*, *Buxapollis buxoides*, *Sapotaceoidaepollenites* spp., *Tricolporopollenites edmundi*, *Retitricolporites* cf. *reticulatus*, *Lythraceaepollenites decodonensis*, *Ulmipollenites stillatus*, *Rhuspollenites striaticus*, *Vitispollenites tener*, *Aceripollenites striatus* y *Ostryoipollenites* spp. se ha introducido un factor de exageración para su correcta visualización, dada la importancia de sus variaciones en la dinámica de la vegetación.



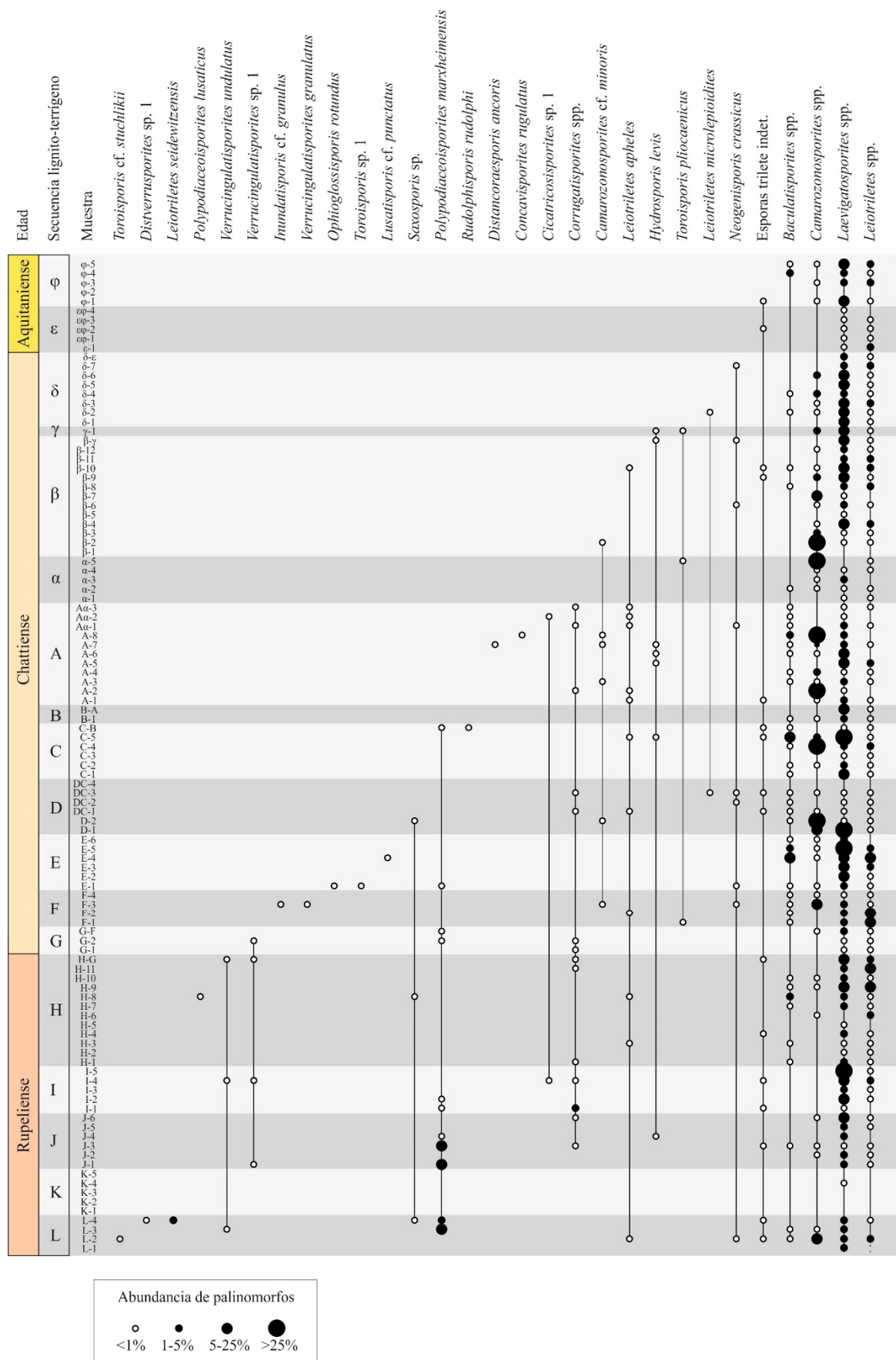


Figura 6.4: Diagrama palinológico que muestra la distribución estratigráfica y la abundancia relativa de las esporas de pteridófitos (*sensu lato*) en la Cuenca de As Pontes (parte 1).

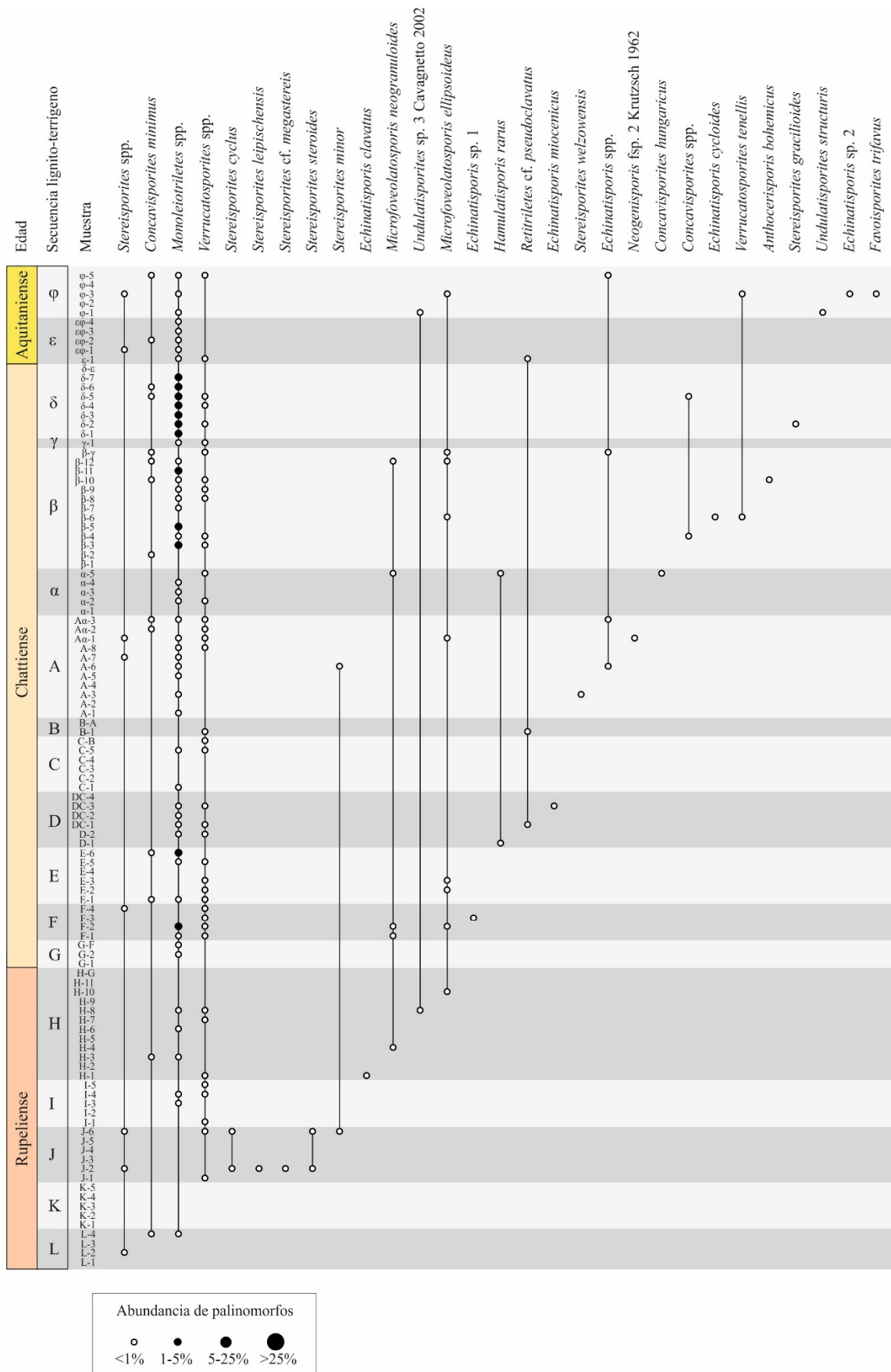


Figura 6.5: Diagrama palinológico que muestra la distribución estratigráfica y la abundancia relativa de las esporas de pteridófitos (*sensu lato*) en la Cuenca de As Pontes (parte 2).

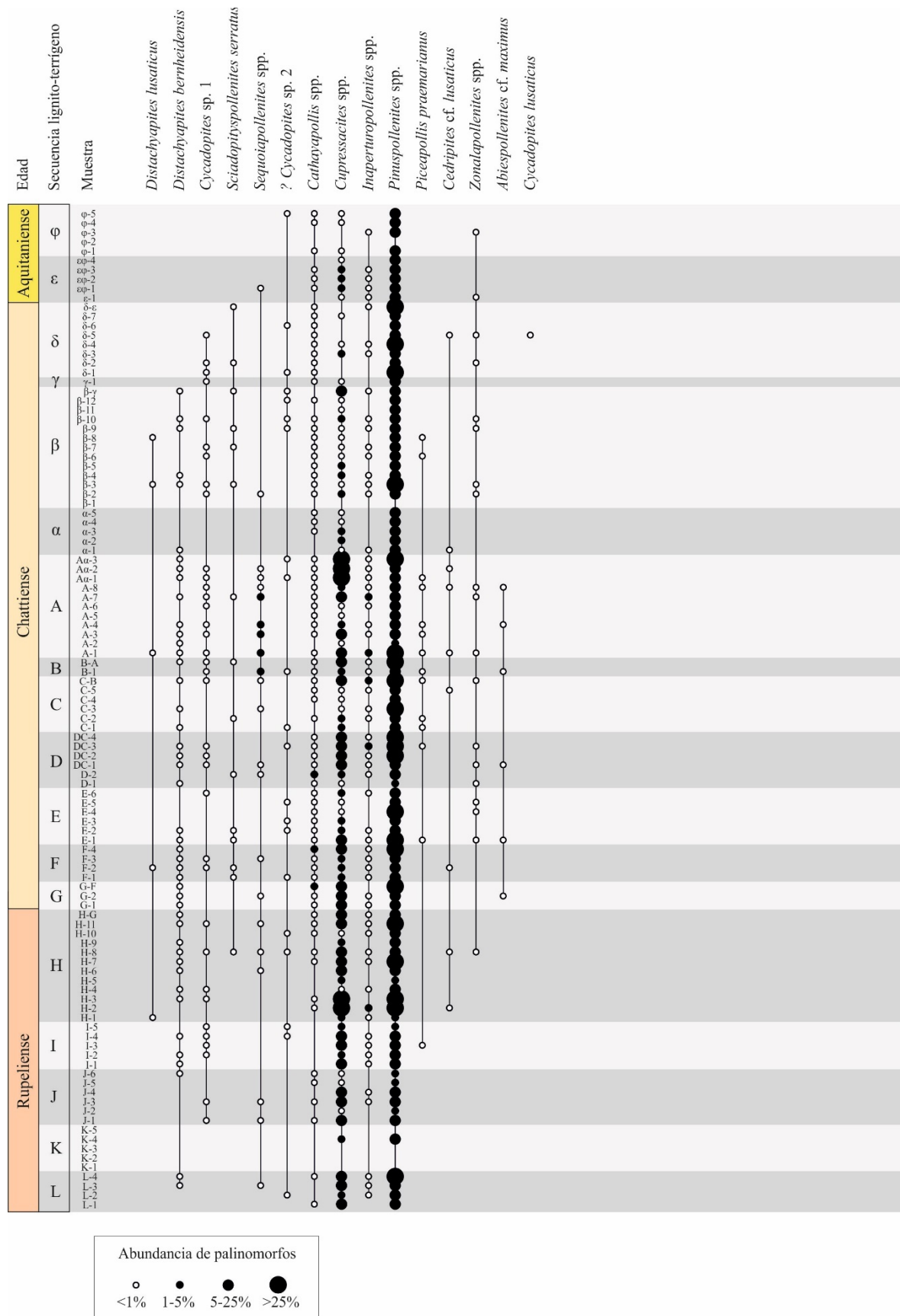


Figura 6.6: Diagrama palinológico que muestra la distribución estratigráfica y la abundancia relativa de los granos de polen de gimnospermas en la Cuenca de As Pontes.



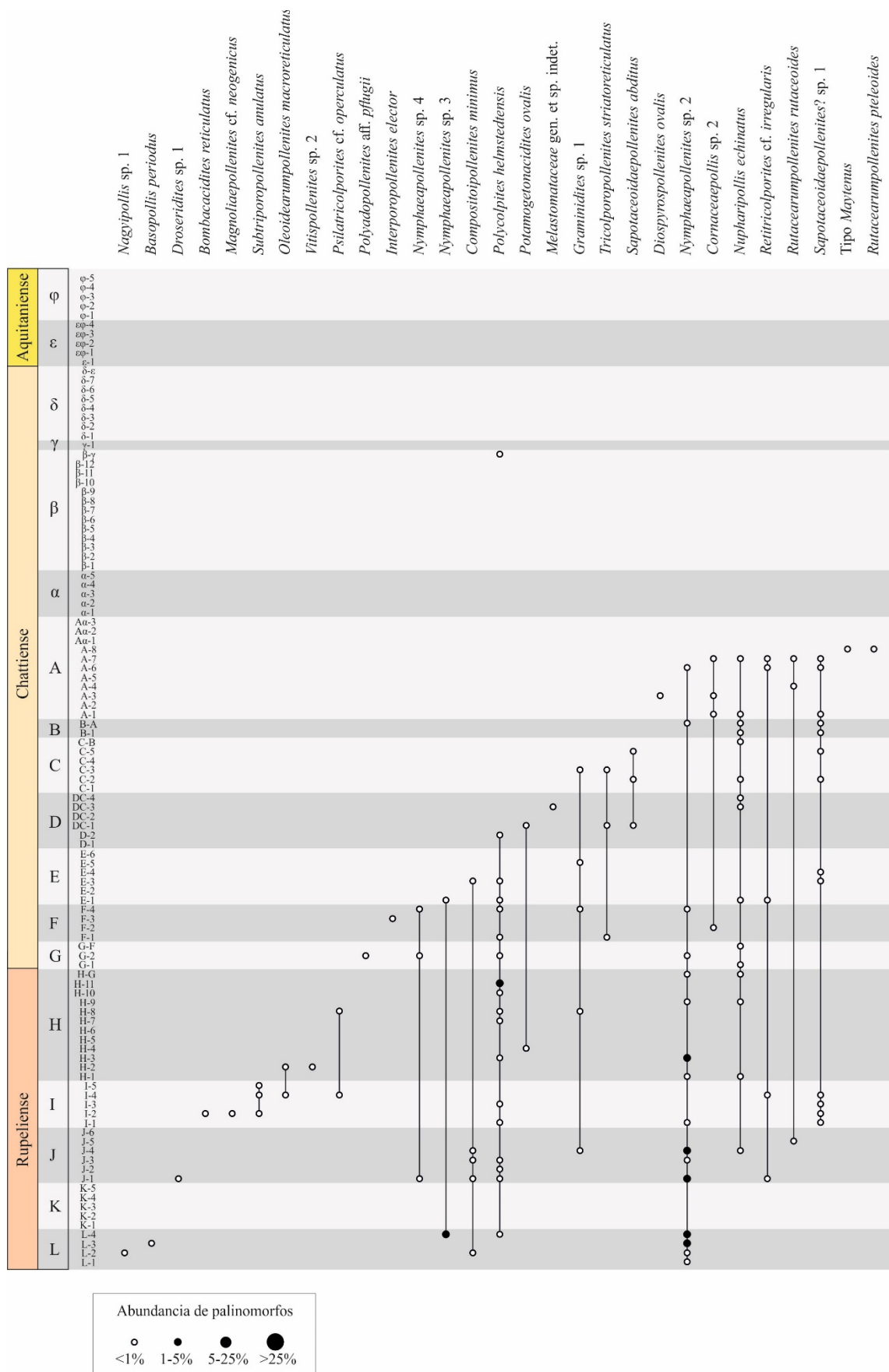


Figura 6.7: Diagrama palinológico que muestra la distribución estratigráfica y la abundancia relativa de los granos de polen de angiospermas en la Cuenca de As Pontes (parte 1).

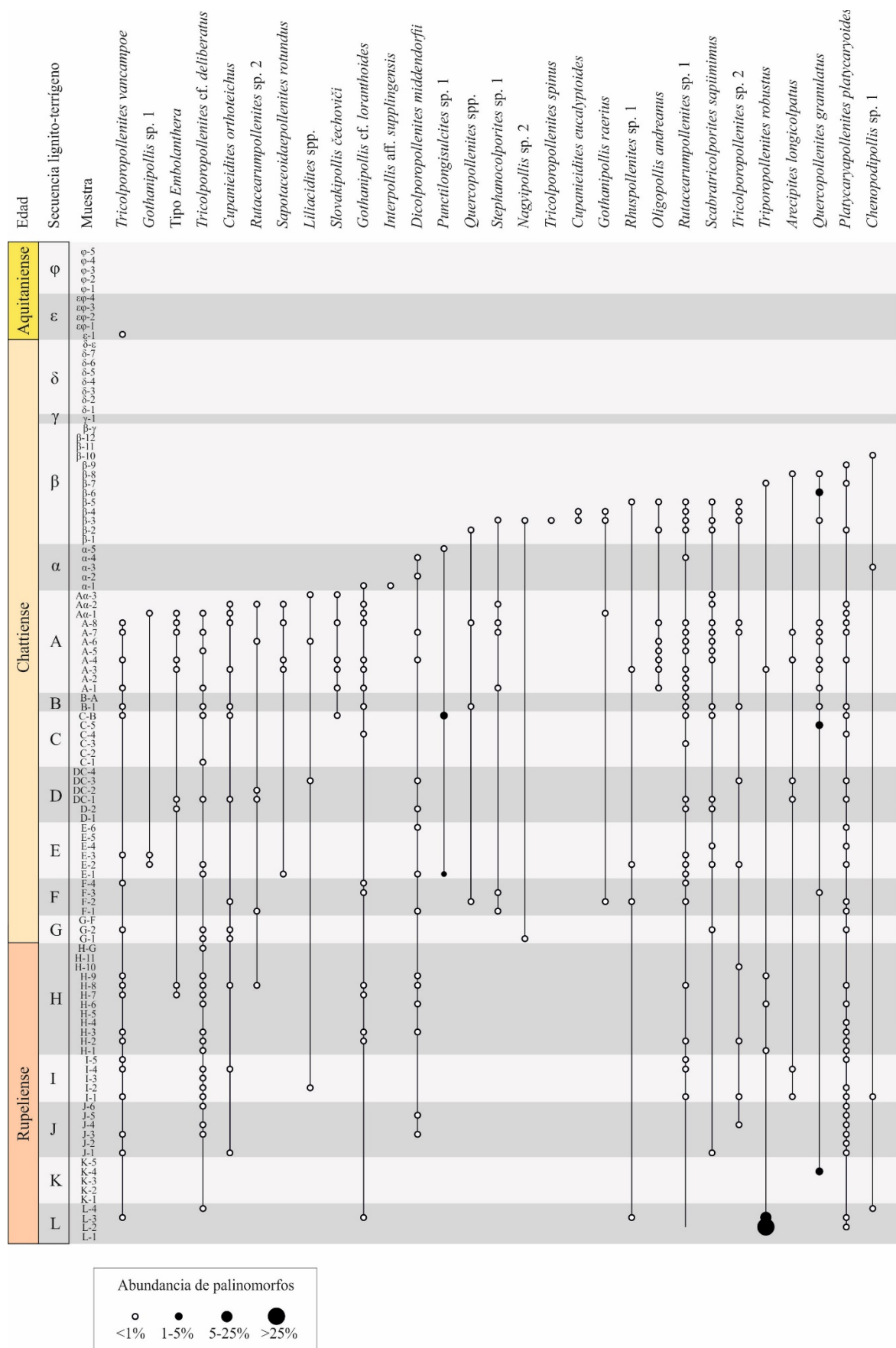
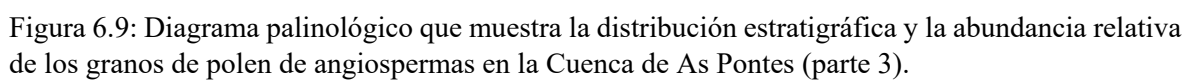


Figura 6.8: Diagrama palinológico que muestra la distribución estratigráfica y la abundancia relativa de los granos de polen de angiospermas en la Cuenca de As Pontes (parte 2).



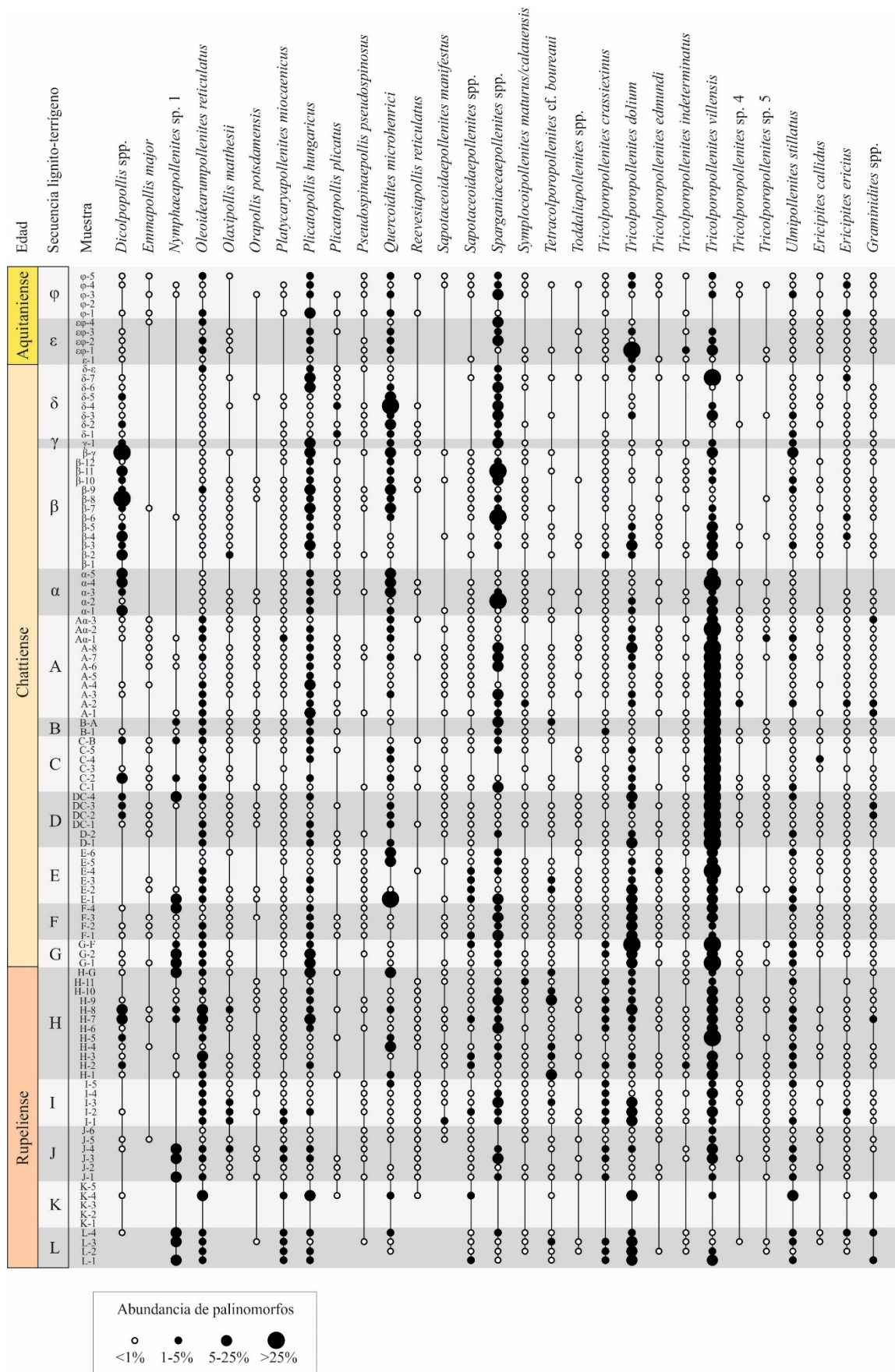


Figura 6.10: Diagrama palinológico que muestra la distribución estratigráfica y la abundancia relativa de los granos de polen de angiospermas en la Cuenca de As Pontes (parte 4).



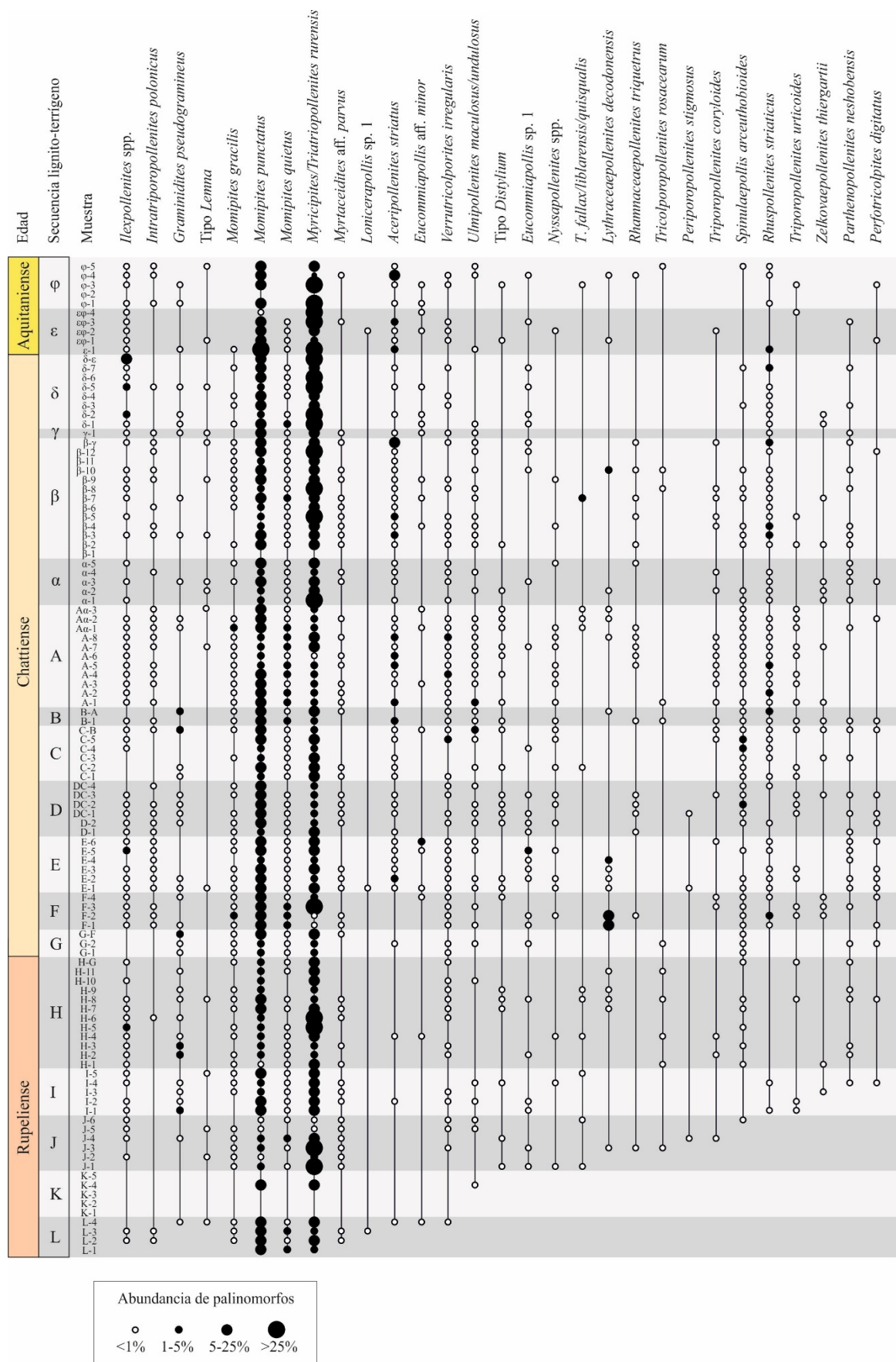


Figura 6.11: Diagrama palinológico que muestra la distribución estratigráfica y la abundancia relativa de los granos de polen de angiospermas en la Cuenca de As Pontes (parte 5).

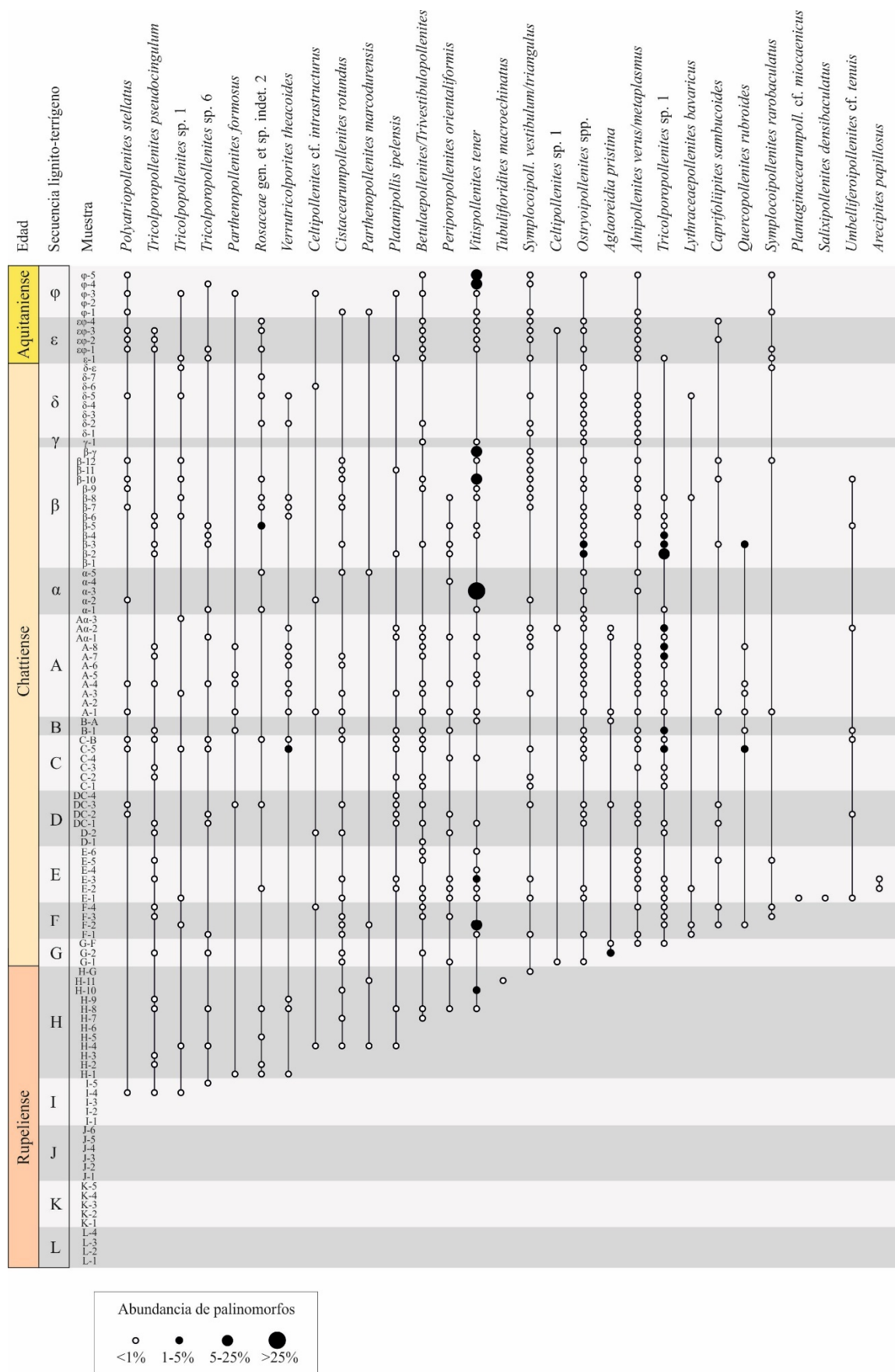


Figura 6.12: Diagrama palinológico que muestra la distribución estratigráfica y la abundancia relativa de los granos de polen de angiospermas en la Cuenca de As Pontes (parte 6).

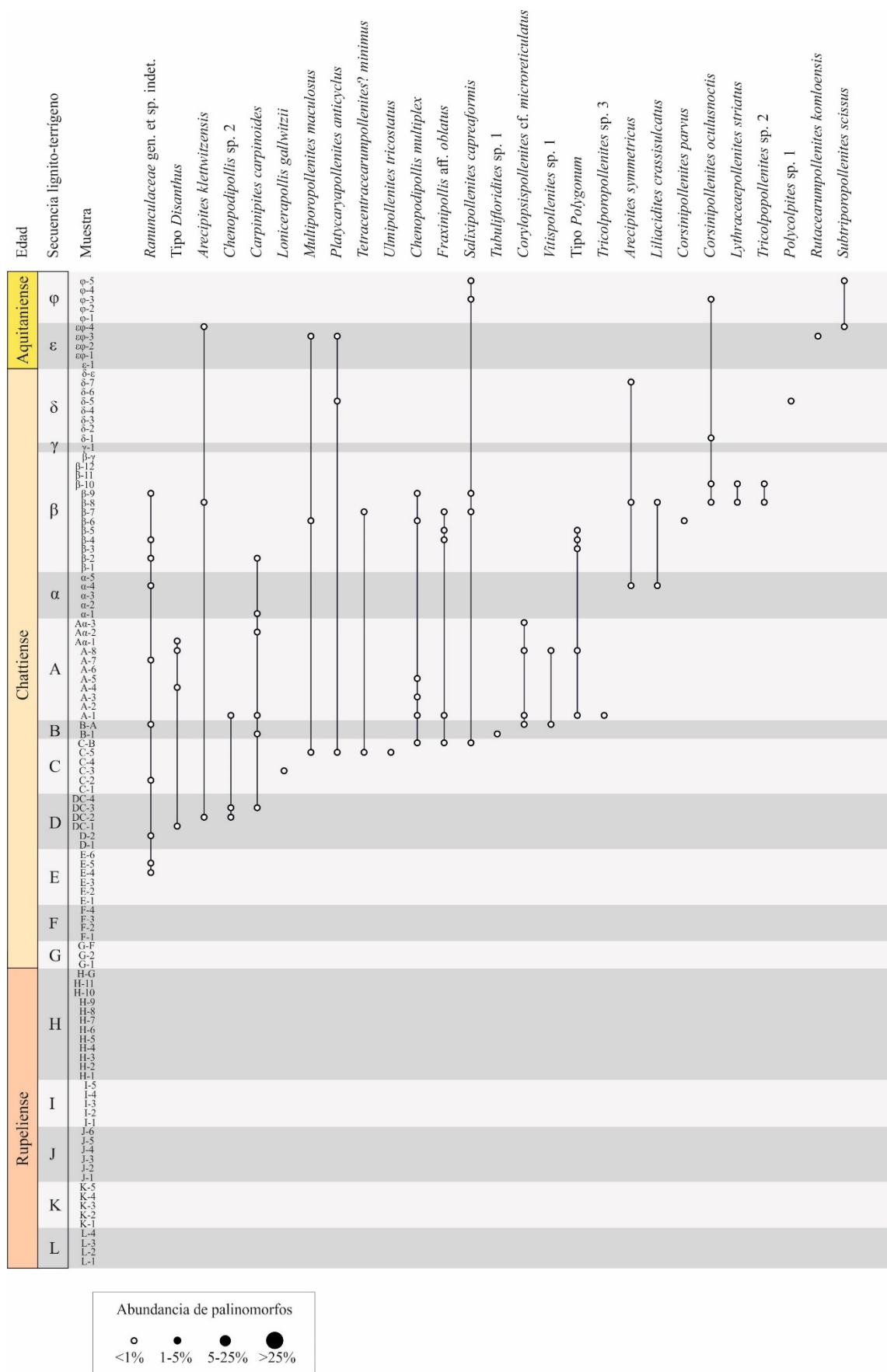
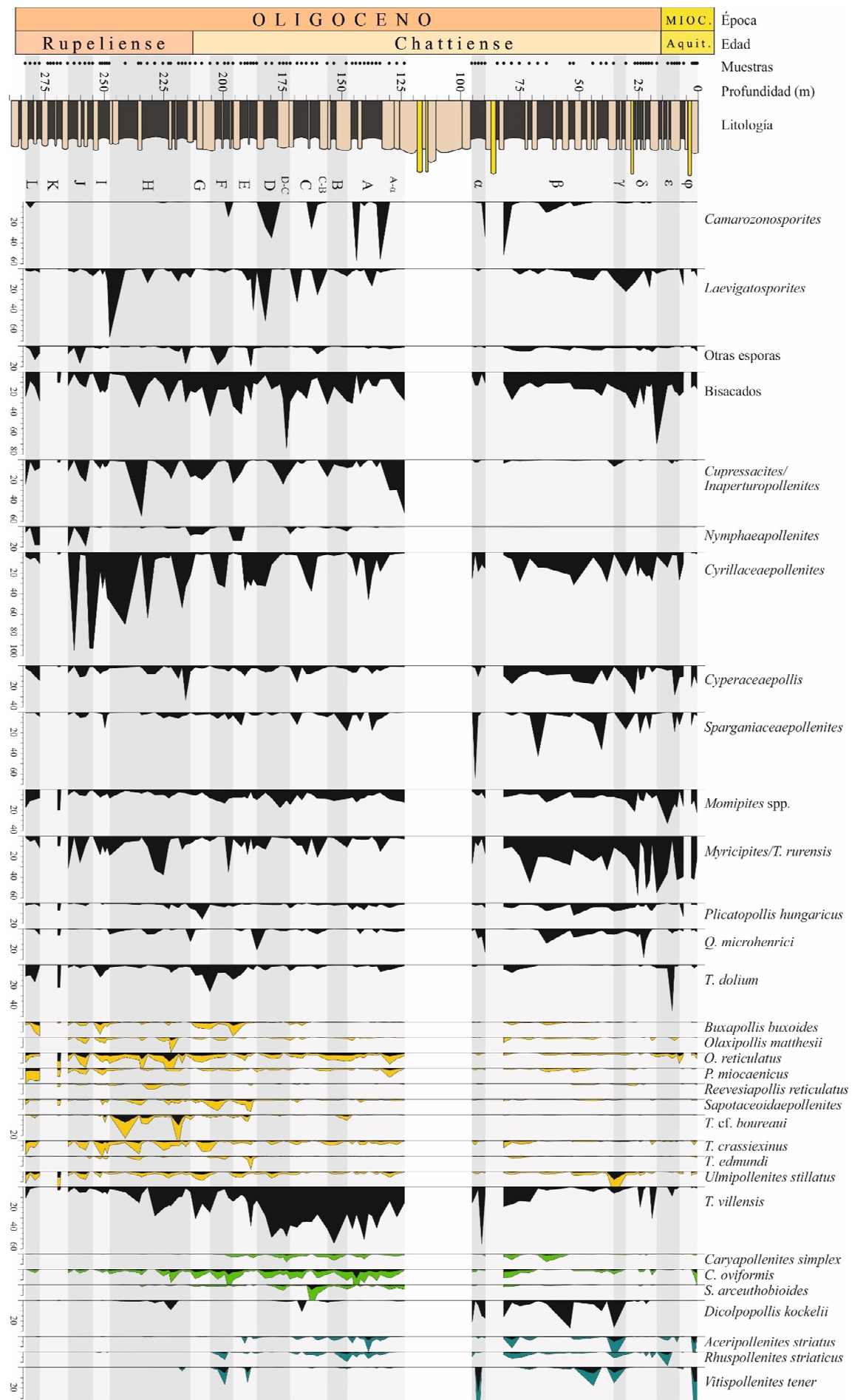


Figura 6.13: Diagrama palinológico que muestra la distribución estratigráfica y la abundancia relativa de los granos de polen de angiospermas en la Cuenca de As Pontes (parte 7).





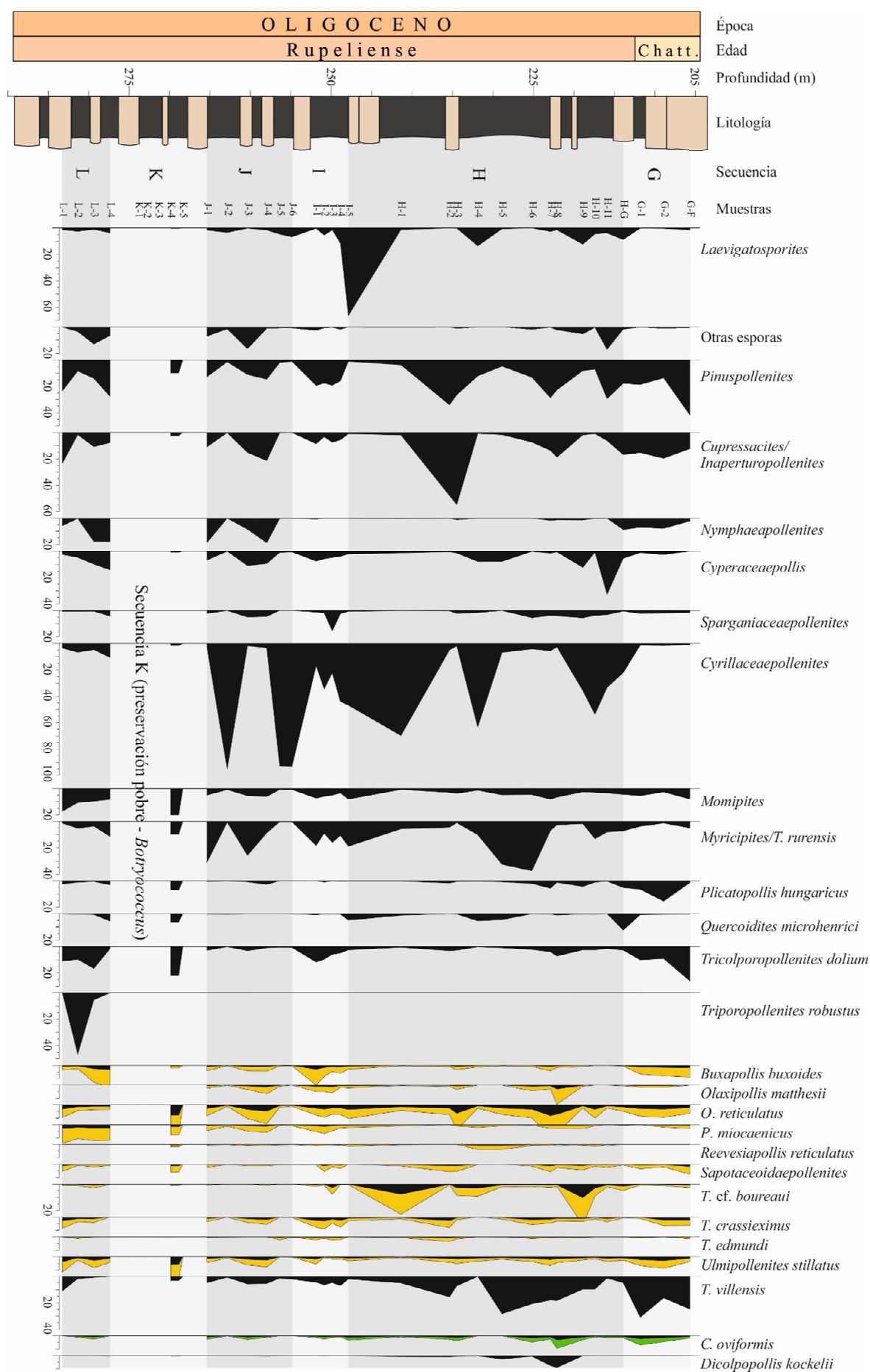
↑ Figura 6.14: Diagrama palinológico porcentual sintético de la mina de As Pontes. *T. rurensis* = *Triatripollenites rurensis*; *Q. microhenrici* = *Quercoidites microhenrici*; *T. dolium* = *Tricolporopollenites dolium*; *O. reticulatus* = *Oleoidearumpollenites reticulatus*; *P. miocaenicus* = *Platycaryapollenites miocaenicus*; *T. cf. boureaui* = *Tetracolporopollenites cf. boureaui*; *T. crassiexinus* = *Tricolporopollenites crassiexinus*; *T. edmundi* = *Tricolporopollenites edmundi*; *T. villensis* = *Tricolporopollenites villensis*; *C. oviformis* = *Cupuliferoipollenites oviformis*; *S. arceuthobioides* = *Spinulaepollis arceuthobioides*.

De manera general, la parte basal de la sucesión se caracteriza por la dominancia de *Cupressacites* spp. y *Cyrillaceaepollenites* spp. En la parte media, estos taxones mantienen una presencia importante y, además, se produce un notable incremento de *Tricolporopollenites villensis* y *Cupuliferoipollenites oviformis*. Hacia la parte superior, los más significativos son *Myricipites* spp., *Cyperaceaepollis* spp., *Sparganiaceapollenites* spp., *Dicolpopollis kickelii* y, de nuevo, *Cyrillaceaepollenites* spp. La variación brusca de todos ellos, con picos que indican una gran abundancia, seguidos de descensos rápidos en los porcentajes, es un hecho constante registrado en las asociaciones palinológicas. A continuación, se describe la sucesión esporopolínica de forma más detallada considerando los tres intervalos cronológicos estudiados.

### 6.3 El Rupeliense

El Rupeliense abarca las secuencias de lignito-terrágenos L a H (Fig. 6.15). Se tomaron muestras en 32 niveles. La parte más basal (secuencia L) contiene *Tripoporopollenites robustus* en porcentajes superiores al 40%. El pico de abundancia de esta especie se encuentra restringido a las secuencias L y H. Por otra parte, se ha registrado un hiato palinológico en la secuencia K, que incluye cuatro niveles con una muy baja proporción de miosporas y notables cantidades de *Botryococcus*.

Los dos taxones más abundantes de este periodo son *Cyrillaceaepollenites* spp. y *Cupressacites* spp., que alcanzan valores máximos del 95% y 54,7%, respectivamente. La dominancia de estos es alterna, presentando una correlación negativa que se repite a lo largo de todo el intervalo. En los niveles en los que prevalece *Cupressacites* spp. se observa un aumento simultáneo de *Nymphaeapollenites* spp., *Inaperturopollenites* spp. y *Pinuspollenites* spp. *Myricipites* spp. también muestra valores elevados, especialmente en las secuencias J, I y H.



↑ Figura 6.15: Diagrama palinológico del Rupeliense de la mina de As Pontes con los principales taxones identificados. *T. rurensis* = *Triatripollenites rurensis*; *O. reticulatus* = *Oleoidearumpollenites reticulatus*; *P. miocaenicus* = *Platycaryapollenites miocaenicus*; *T. cf. boureaui* = *Tetracolporopollenites cf. boureaui*; *T. crassiexinus* = *Tricolporopollenites crassiexinus*; *T. edmundi* = *Tricolporopollenites edmundi*; *T. villensis* = *Tricolporopollenites villensis*; *C. oviformis* = *Cupuliferoipollenites oviformis*.

Aparte de *Cupressacites* spp. y *Cyrtolacupressapollenites* spp., hemos identificado un conjunto de especies cuyos porcentajes no se correlacionan con los de ninguno de los dos. Este es el caso de *Cyperaceapollis* spp., que presenta su mayor abundancia en las secuencias L, J y en la parte superior de H; y de *Momipites* spp., *Plicatopollis hungaricus*, *Quercoidites microhenrici* y *Tricolporopollenites dolium*.

Aunque con dinámicas específicas en cada caso, los taxones *Buxapollis buxoides*, *Oleoidearumpollenites reticulatus*, *Platycaryapollenites* spp., *Olaxipollis matthesii*, *Reevesiapollis* spp., *Sapotaceoidaeipollenites* spp., *Tricolporopollenites crassiexinus*, *T. edmundi* y *Ulmipollenites* spp., aparecen de forma regular y común y se mantienen relativamente constantes a lo largo de este intervalo, alcanzando sus mayores porcentajes de toda la sucesión. Estos han sido representados en los diagramas palinológicos con un factor de exageración de color amarillo. De forma contraria, *Tricolporopollenites villensis*, *Cupuliferoipollenites oviformis*, *Sparganiaceapollenites* spp. tienen valores algo más bajos respecto a los que posteriormente poseen en el Chattense, y muestran una tendencia a incrementar su presencia hacia el final del Rupeliense, en las secuencias H y G.

*Tricolporopollenites cf. bureaui* adquiere relevancia en la secuencia H. Por encima y por debajo de esta aparece regularmente, pero de manera más discreta. Hacia la parte superior del intervalo, se produce un aumento de *Dicolpopollis kockelii* y de esporas del género *Leiotriletes*. Por su parte, *Laevigatosporites* spp. presenta valores conspicuos, especialmente en el techo de la unidad de lignitos I, aunque no muestran un patrón de variación definido.

## 6.4 El Chattense

El piso Chattense se encuentra representado en su totalidad en la sección de la mina de As Pontes, desde el contacto con el Rupeliense en la secuencia de lignito-terrágenos G al del Aquitaniense en la  $\delta$  (Fig. 6.16). Fue muestreado en 65 niveles. A efectos descriptivos hemos dividido este periodo en dos partes claramente diferenciadas tanto geológica como

palinológicamente: la parte inferior (CHI) que se encuentra por debajo de la unidad de terrígenos con mayor potencia de toda la sucesión ( $\alpha$ -A), y la parte superior (CHS) superpuesta a esta unidad. La unidad de terrígenos  $\alpha$ -A no representa necesariamente un hiato palinológico, sino que es posible que su muestreo no fuera exhaustivo.

#### *Los materiales de la parte inferior del Chattiense (CHI)*

En este intervalo, que abarca desde la secuencia G (parcialmente) hasta la A, se recogieron 38 muestras. En su conjunto, se alcanzan los valores de riqueza específica más elevados de toda la sucesión. Sus secuencias más basales, G y F, muestran porcentajes por encima del 20% de *Tricolporopollenites dolium*, especie que se encuentra representada de forma más discreta en el resto del Chattiense. También en la secuencia F se produce un incremento puntual de *Lythraceapollenites decodonensis* que no se da en ningún otra parte de la sección.

*Cupressacites* spp. y *Cyrtillaceapollenites* spp. alternativamente continúan dominando las palinofloras. Las abundancias de *Inaperturopollenites* spp., *Nymphaeapollenites* spp. y, en menor medida, *Pinuspollenites* spp. varían junto con las de *Cupressacites* spp., mientras que las de *Myriciptes* spp. lo hacen coincidiendo con las de *Cyrtillaceapollenites* spp. *Tricolporopollenites villensis* experimenta un destacado aumento y pasa a ser una de las especies más abundantes, especialmente a partir de la secuencia D. Durante este periodo, la abundancia de *T. villensis* se caracteriza por sus valores relativamente estables. Simultáneamente, otros taxones como *Cupuliferoipollenites oviformis*, *Spinulaepollis arceuthobioides*, *Caryapollenites* spp. y *Tricolporopollenites* sp. 1 también incrementan sus porcentajes, presentando una correlación positiva con *T. villensis*. Estos se han representado a continuación de esta última especie con un factor de exageración de color verde para indicar su relación de dependencia.

*Buxapollis buxoides*, *Platycaryapollenites* spp., *Oleoidearumpollenites reticulatus*, *Otaxipollis matthesii*, *Reevesiapollis* spp., *Sapotaceoidaepollenites* spp., *Tricolporopollenites* cf. *boureaui*, *T. crassiexinus* y *T. edmundi*, especies que alcanzaron sus valores máximos durante el Rupeliense, experimentan una reducción de sus tantos por ciento a lo largo del Chattiense. De manera opuesta, *Aceripollis striatus*, *Rhuspollenites striaticus*, *Vitispollenites tener* y *Ostryoipollenites* spp., comienzan a tener relevancia en las asociaciones a partir de este momento. Las esporas de pteridófitos adquieren importancia en

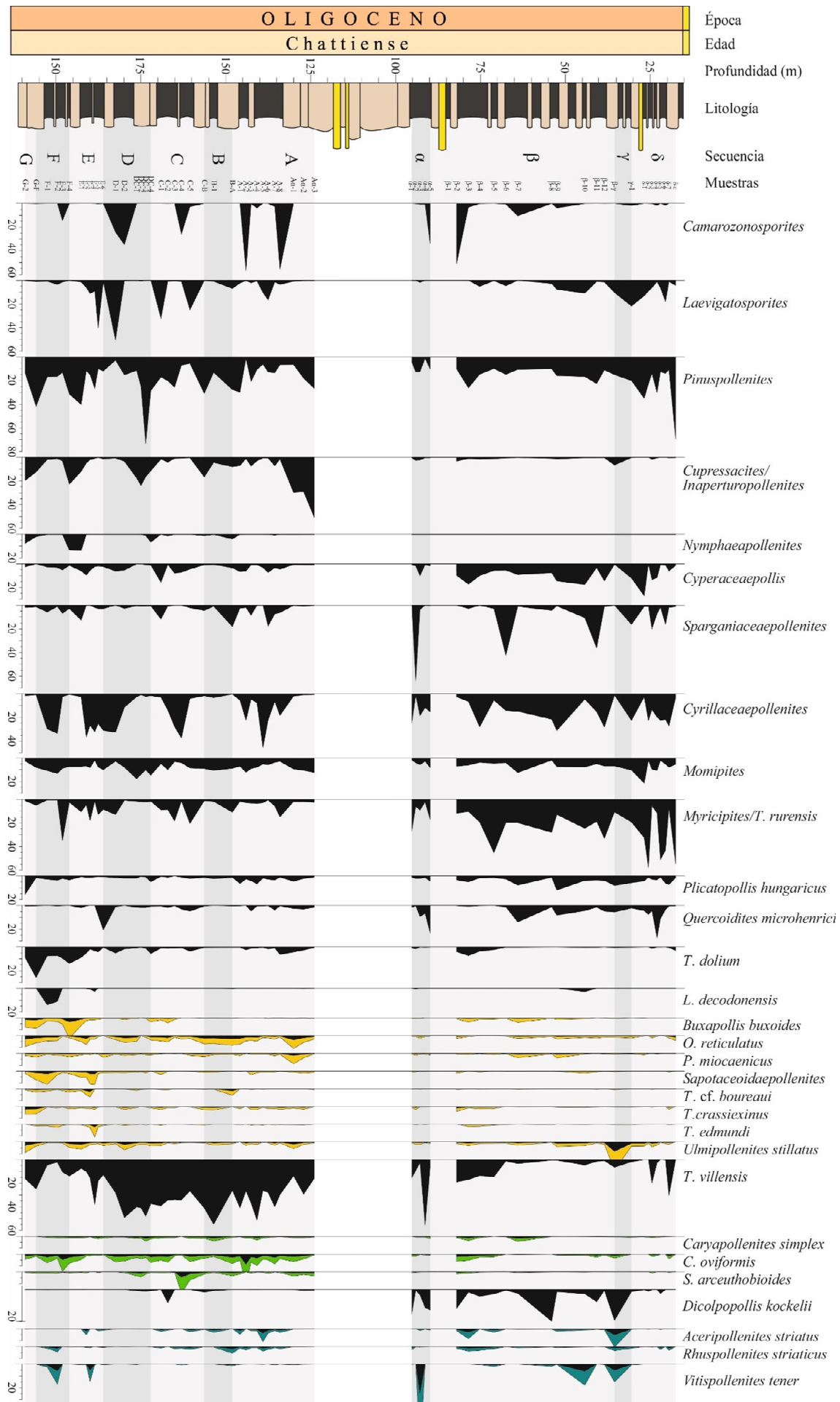
determinadas fases de esta parte de la sucesión. Así, *Camarozonosporites* spp. y *Laevigatosporites* spp. experimentan aumentos bruscos y puntuales a lo largo del intervalo, sin que se pueda observar una tendencia definida.

Resulta destacable la desaparición de especies que se identificaron regularmente durante el Rupeliense. Concretamente, *Polycolpites helmstedtensis* deja de registrarse en la secuencia D, mientras que *Corrugatosporites* spp., *Tricolporopollenites vancampoe*, *Nupharipollis echinatus*, *Embolanthera*, *Tricolporopollenites* cf. *deliberatus*, *Cupanieidites orthoteicus* y *Aglaoreidia pristina* lo hacen en la A.

#### *Los materiales de la parte superior del Chattense (CHS)*

Esta sección se encuentra registrada en As Pontes desde la secuencia  $\alpha$  hasta la  $\delta$ . Se han estudiado 27 muestras. El hecho más destacado de este intervalo es el drástico descenso de los porcentajes de *Cupressacites* spp. y la práctica desaparición de *Nymphaepollenites* spp. e *Inaperturapollenites* spp. Las abundancias del resto de los taxones se muestran menos variables. Así, *Pinuspollenites* spp. exhibe porcentajes elevados de manera más o menos constante a lo largo de gran parte de este periodo, con un aumento en la parte superior hacia el tránsito con el Aquitaniense. *Cyperaceapollis* spp. y *Myricipites* spp. ven incrementados sus porcentajes, que también se mantienen relativamente estables. Estos, junto con *Sparganiaceapollenites* spp., *Dicolpopollis kockelii* y *Cyrillaceapollenites* spp., dominan ampliamente este tramo. *Cyrillaceapollenites* spp., si bien sigue siendo un importante componente de las asociaciones, pierde importancia respecto al Rupeliense y CHI.

A pesar de disminuir drásticamente su abundancia, *Cupressacites* spp. sigue apareciendo prácticamente en todos los niveles estudiados y continúa alternado sus reducidos picos de abundancia con *Cyrillaceapollenites* spp., aunque de manera mucho menos evidente que en las partes basales de la sucesión. Al igual que en CHI, las esporas de pteridófitos experimentan aumentos bruscos y puntuales. *Aceripollis striatus*, *Rhuspollenites striaticus*, *Vitispollenites tener* y *Ostryoipollenites* spp., que habían comenzado a destacar en CHI, aumentan sus abundancias relativas, sobre todo en la secuencia  $\beta$ . En contraposición, *Tricolporopollenites villensis* muestra una clara disminución de sus valores, al igual que *Cupuliferoipollenites oviformis*, *Spinulaepollis arceuthobioides* y *Caryapollenites* spp. Hacia el techo del intervalo, en la secuencia  $\delta$ , se registra un aumento brusco y efímero de *Ilexpollenites* spp.



↑ Figura 6.16: Diagrama palinológico del Chattiense de la mina de As Pontes con los principales taxones identificados. *T. rurensis* = *Triatriopollenites rurensis*; *T. dolium* = *Tricolporopollenites dolium*; *L. decodonensis* = *Lythraceapollenites decodonensis*; *O. reticulatus* = *Oleoidearumpollenites reticulatus*; *P. miocaenicus* = *Platycaryapollenites miocaenicus*; *T. cf. boureaui* = *Tetracolporopollenites cf. boureaui*; *T. crassiexinus* = *Tricolporopollenites crassiexinus*; *T. edmundi* = *Tricolporopollenites edmundi*; *T. villensis* = *Tricolporopollenites villensis*; *C. oviformis* = *Cupuliferoipollenites oviformis*; *S. arceuthobioides* = *Spinulaepollis arceuthobioides*.

Además, durante CHS se registra el mayor número de desapariciones de toda la sucesión. Concretamente, dejan de identificarse 15 especies. Así, *Dicolpopollis middendorffi* y *Punctilongisulcites* sp. 1 tienen su última presencia en la secuencia  $\alpha$ ; *Stephanocolporites* sp. 1, *Oligopollis andreanus*, *Rutacearumpollenites* spp., *Tricolporopollenites* sp. 2, *Periporopollenites orientalisformis* y *Quercopollenites granulatus* en la  $\beta$ ; y *Reevesiapollis triangulus*, *Slovakipollis* spp., *Monocolpopollenites tranquillus*, *Gothanipollis* spp., *Lythraceapollenites bavaricus*, *Cornaceaepollis* spp., *Sciadopityspollenites serratus* y *Pentapollenites* spp. en la parte superior de  $\delta$ .

## 6.5 El Aquitaniense

El Aquitaniense está representado en As Pontes desde la secuencia  $\varepsilon$  a la  $\phi$ . Comprende diez niveles, de los cuales  $\phi$ -2, que se encuentra inmediatamente por encima de un paquete de arenas, no ha proporcionado palinomorfos (Fig. 6.17). En este intervalo, que es el más corto de la sucesión, *Myricipites* spp. y *Momipites* spp. experimentaron un aumento significativo pasando a ser los taxones más abundantes. De manera general, las especies mejor representadas durante el Chattiense muestran continuidad durante el Aquitaniense. Así, *Cyrillaceapollenites* spp., *Cyperaceaepollis* spp. y *Sparganiaceapollenites* spp. siguen presentando porcentajes elevados, mostrando los dos últimos una alta correlación. *Cupressacites* spp. continúa apareciendo de manera puntual y experimenta un ligero aumento en la secuencia de terrígenos  $\varepsilon$ - $\phi$ , asociado a un descenso de *Cyrillaceapollenites* spp. y *Myricipites* spp. Esto evidencia que la correlación negativa entre estos perdura hasta los niveles de la parte más superior de la sucesión.

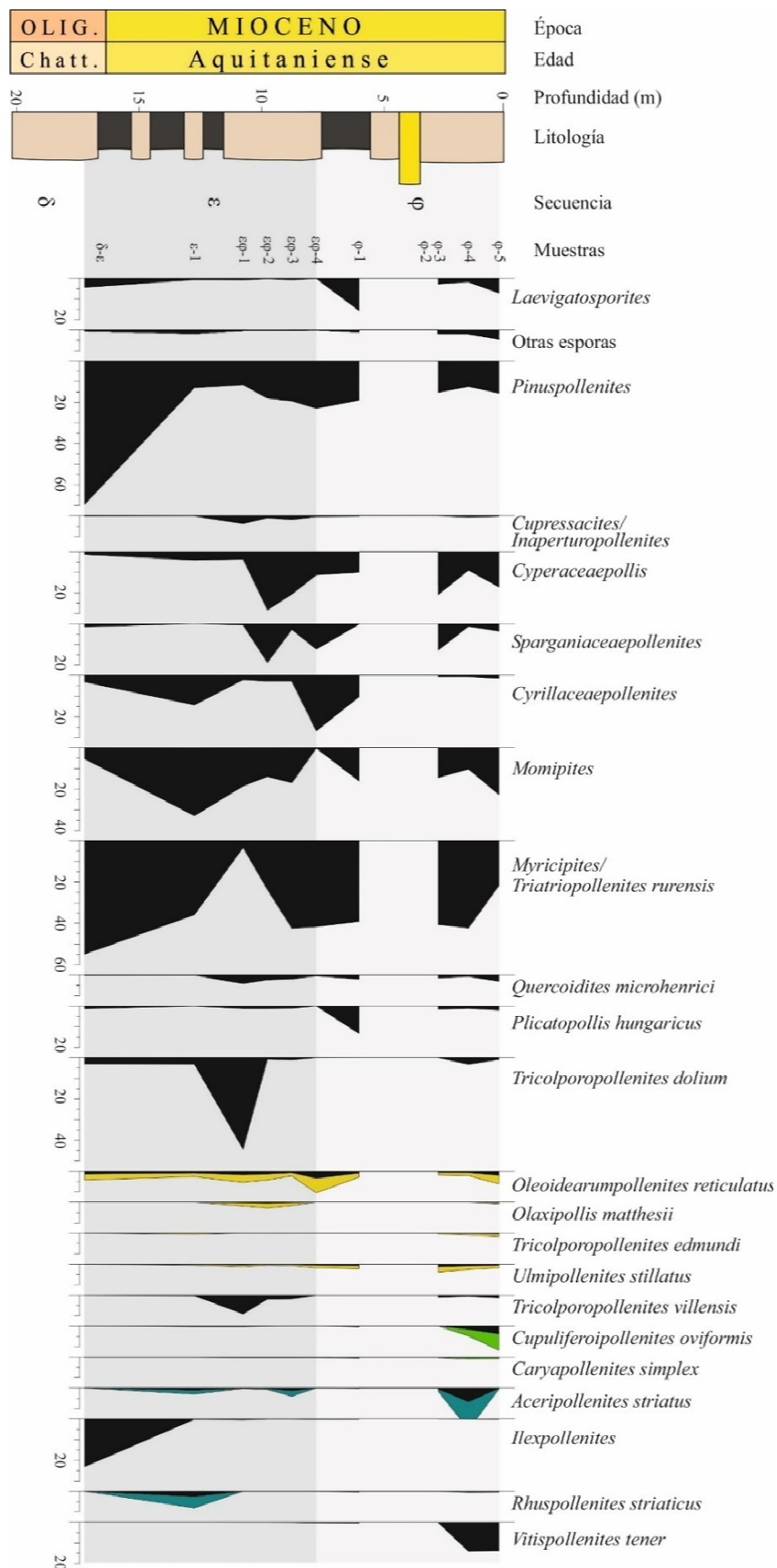


Figura 6.17: Diagrama palinológico del Aquitaniense de la mina de As Pontes con los principales taxones identificados.



La tendencia descendente de los porcentajes de *Tricolporopollenites villensis* durante el Chattense continúa en el Aquitaniense, permaneciendo sus porcentajes por debajo del 2%, excepto en el nivel  $\epsilon\phi-1$ , en el que se incrementan ligeramente. Es destacable el pico de *Tricolporopollenites dolium* en  $\epsilon\phi-1$  y los de *Vitispollenites tener* en  $\phi-4$  y  $\phi-5$ . Las esporas de pteridófitos son menos abundantes que en intervalos anteriores. La más común es *Laevigatosporites* spp., con valores máximos en  $\phi-1$  y  $\phi-5$ .

Del grupo de taxones representados con un factor de exageración de color amarillo, que presentan mayor importancia durante el Rupeliense, tan solo mantienen cierta relevancia *Oleoidearumpollenites reticulatus*, mientras que *Olaxipollis matthesii*, *Tricolporopollenites edmundi* y *Ulmipollenites stillatus* exhiben valores testimoniales y el resto aparecen raramente.

Algunas especies como *Punctilongisulcites punctiechinatus* y *Plicatopollis lunatus* se identifican por última vez en la secuencia  $\epsilon$ , aunque haría falta disponer de más información palinoestratigráfica sobre el Aquitaniense para confirmar que se trata de extinciones.

## 6.6 Análisis multivariante

Se ha realizado un Análisis de Componentes Principales (ACP) con 17 de los taxones porcentualmente más importantes (Fig. 6.18). La varianza total explicada por los dos componentes principales es de 27,81%. El primero explica el 16,80% de la varianza total de los mismos en las 101 muestras con contenido palinológico y refleja la oposición entre *Tricolporopollenites villensis*, *Cupressacites* spp., *Inaperturopollenites* spp., *Cupuliferoipollenites oviformis* y *Caryapollenites* spp. y un grupo de taxones situados en la mitad del eje con valores negativos, entre los que destacan *Myricipites* spp., *Cyperaceaepollis* spp. y *Cyrillaceaepollenites* spp. El segundo explica el 11,01% de la varianza total de las muestras. En uno de sus extremos se encuentra *Cyrillaceaepollenites* spp. mientras que en el opuesto los taxones más importantes son *Momipites* spp., *Cyperaceaepollis* spp. y *Myricipites* spp.

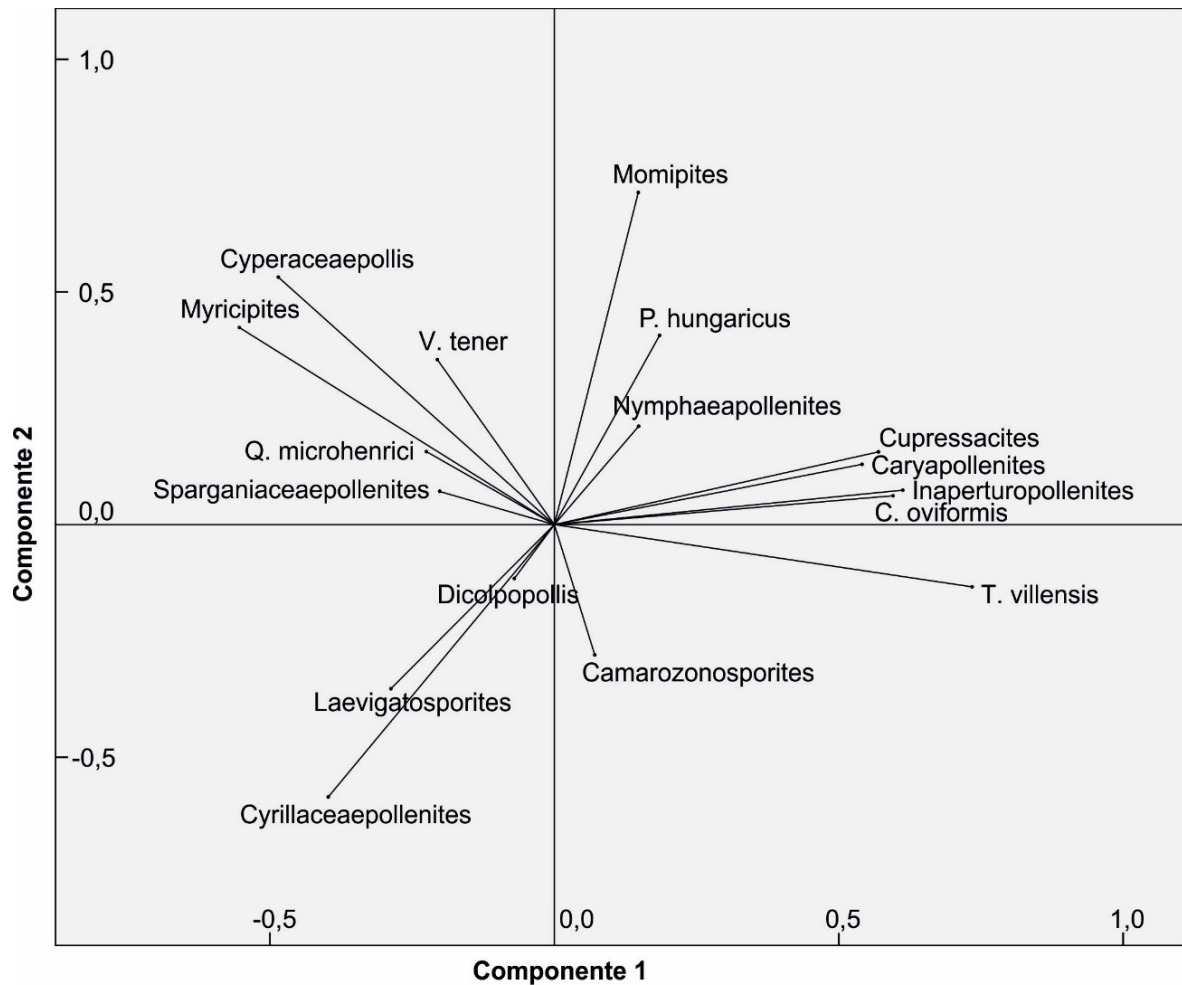


Figura 6.18: Resultado del ACP realizado sobre los 17 taxones más relevantes de la sucesión *V. tener* = *Vitispollenites tener*; *P. hungaricus* = *Plicatopollis hungaricus*; *C. oviformis* = *Cupuliferoipollenites oviformis*; *T. villensis* = *Tricolporopollenites villensis*.

Por otra parte, se ha llevado a cabo un segundo ACP con 61 de los taxones más importantes porcentualmente, que agrupan a 132 especies (Fig. 6.19). Los dos componentes principales explican el 20,15% de la varianza total de los mismos en las 101 muestras con contenido palinológico. El componente 1 explica el 12,21% de la varianza total mientras que el componente 2 lo hace con el 7,94%. Ambos combinados reflejan la evolución de la vegetación de la cuenca a gran escala. Los taxones situados en ambos extremos de cada uno de los ejes son los más relevantes de todos los conjuntos palinológicos. El componente 1 refleja la oposición entre *Cyrillaceapollenites* spp. y *Myricipites* spp. por un lado y *Cupressacites* spp. por otro. En uno de los extremos del componente 2 se sitúa *Tricolporopollenites villensis*, y en el extremo opuesto el conjunto de taxones que presentan mayor abundancia en la base de la sucesión (Rupeliense) como *Buxapollis buxoides*, *Nymphaeapollenites* spp., *Oloxipollis matthesii*, *Oleoidearumpollenites reticulatus*,

*Pentapollenites* spp., *Platycaryapollenites* spp., *Sapotaceoidapollenites* spp., *Tricolporopollenites* cf. *boureaui*, *T. crassiexinus*, *Ulmipollenites* spp., etc.

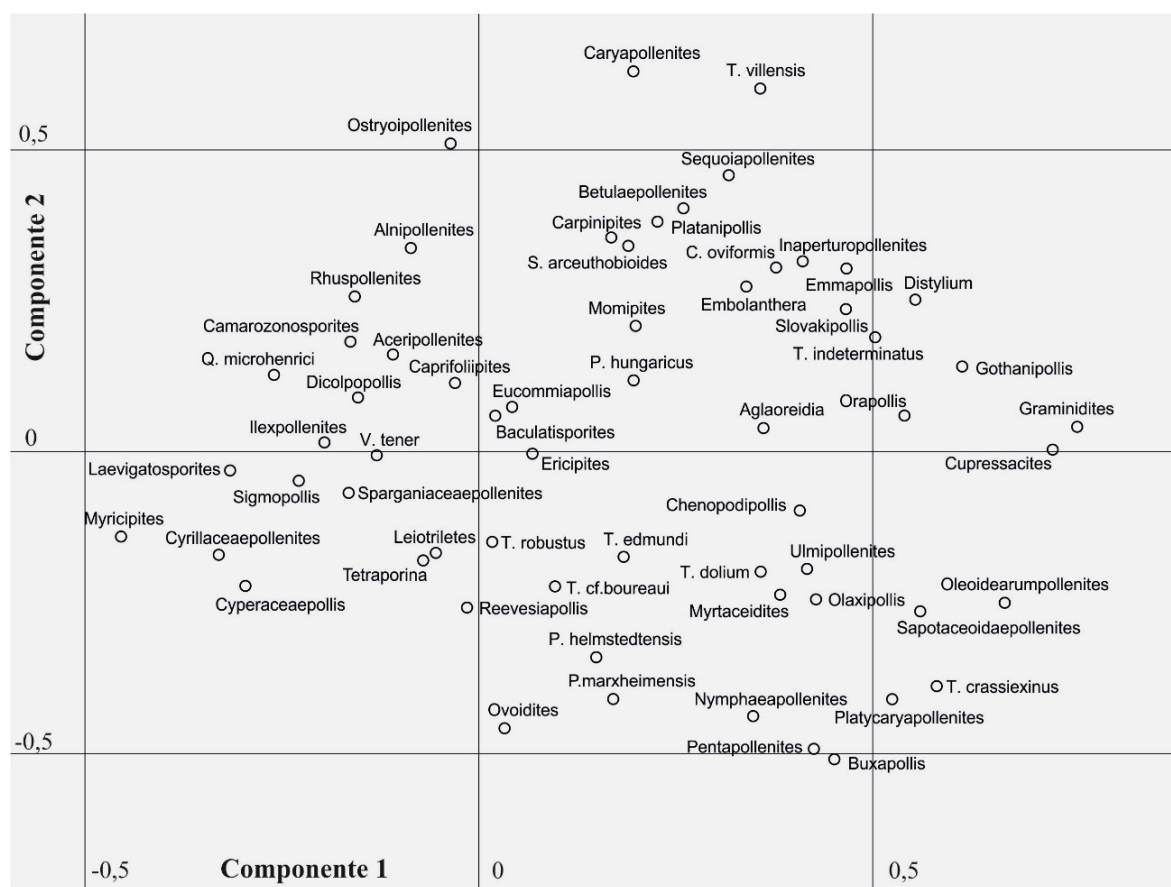


Figura 6.19: Resultado del ACP realizado sobre los 61 taxones más relevantes de la sucesión de As Pontes. *T. villensis* = *Tricolporopollenites villensis*; *S. arceuthobioides* = *Spinulaepollis arceuthobioides*; *C. oviformis* = *Cupuliferoipollenites oviformis*; *Q. microhenrici* = *Quercoidites microhenrici*; *T. indeterminatus* = *Tricolporopollenites indeterminatus*; *P. hungaricus* = *Plicapollis hungaricus*; *V. tener* = *Vitispollenites tener*; *T. robustus* = *Tripoporopollenites robustus*; *T. edmundi* = *Tricolporopollenites edmundi*; *T. cf. boureaui* = *Tricolporopollenites cf. boureaui*; *T. dolium* = *Tricolporopollenites dolium*; *P. helmstedtensis* = *Polycolpites helmstedtensis*; *P. marxheimensis* = *Polypodiaceoisporites marxheimensis*; *T. crassiexinus* = *Tricolporopollenites crassiexinus*.

Estos mismos componentes han sido registrados y sobre ellos se han representado las 101 muestras con contenido palinológico. Los resultados, representados en la Figura 6.20, proporcionan una visión general de cuáles son las especies dominantes en cada uno de los niveles. De nuevo se reconoce la oposición entre *Cupressacites* spp. por una parte, y otras especies como *Cyrrillaceapollenites* spp., *Myricipites* spp., *Cyperaceapollis* spp. y *Sparganiaceapollenites* spp., de manera que los niveles que presentan altos porcentajes del segundo grupo se sitúan hacia el extremo izquierdo del eje “x”, donde se produce la mayor

concentración de muestras. Por otro lado, los que contienen elevados porcentajes de *Cupressacites* spp. adquieren valores positivos en el componente 1 y se ven influidos de manera más acentuada por el componente 2, el cual es responsable de que presenten una mayor dispersión. Entre ellos, aquellos con valores positivos en el eje “y” contienen elevados porcentajes *Tricolporopollenites villensis* y otras especies características de la parte superior del gráfico de la figura 6.19, y corresponden a muestras situadas en la parte media de la sucesión. Por su parte, los que han adquirido valores negativos representan conjuntos palinológicos con elevados porcentajes de las especies paleotropicales que son más abundantes en la base de la sucesión (Rupeliense).

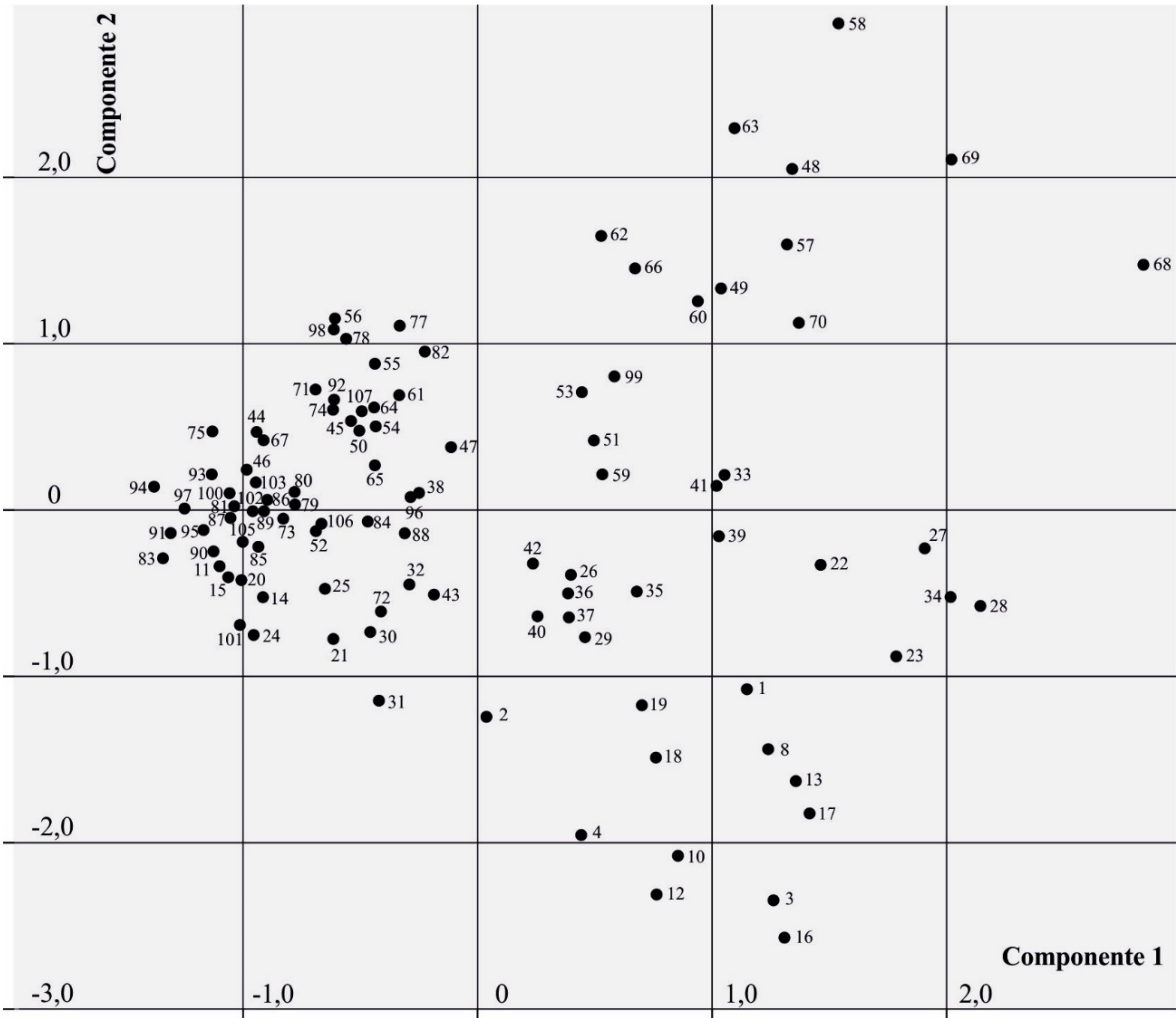


Figura 6.20: Representación de los niveles con contenido palinológico frente a los dos componentes principales extraídos mediante el ACP mostrado en la Figura 6.19. La correspondencia de los números con el nombre de cada nivel se indica en el Apéndice 1.

## 6.7 Análisis paleoclimático

En este apartado se presentan los resultados de la aplicación del método de reconstrucción paleoclimática *Coexistence Approach* (CA) en todos los niveles estudiados.

Los intervalos de coexistencia han sido calculados con más de 10 NLRs (parientes más próximos), que es el número mínimo recomendado para lograr rangos climáticos significativos (Mosbrugger & Utescher, 1997). En concreto, el número mínimo de taxones empleados ha sido de 16 en la muestra  $\delta$ - $\epsilon$ , mientras que el máximo fue de 78 en A-1 y A-8. Asimismo, el nivel de significación de los resultados es muy alto en todos los niveles, entre el 90 y el 100%, debido al elevado número de especies que coexisten en cada intervalo.

Nivel	N	MAT	CMT	WMT	MAP	MPwet	MPdry	WMP
$\phi$ -5	46	15,7-21,9	9,6-15,1	24,7-28,1	1.096-1.355	204-237	42-56	139-176
$\phi$ -4	37	15,7-21,3	9,6-13,3	24,4-28,1	1.096-1.372	204-264	24-37	99-176
$\phi$ -3	39	15,7-21,9	9,6-15,6	23,6-28,1	900-1.372	178-264	24-37	139-176
$\phi$ -2	-	-	-	-	-	-	-	-
$\phi$ -1	35	15,6-22,2	5-15,1	24,7-28,1	1.096-1.372	204-241	24-37	139-176
$\epsilon$ $\phi$ -4	28	15,6-20,5	5-13,6	24,7-28,1	803-1.355	150-236	24-71	139-141
$\epsilon$ $\phi$ -3	39	15,6-21,9	5-17	24,4-28,1	1.096-1.355	204-237	24-37	99-176
$\epsilon$ $\phi$ -2	34	15,6-23,9	5-16,7	23,6-27,9	1.096-1.372	204-259	24-64	99-175
$\epsilon$ $\phi$ -1	41	15,6-20,5	5-13,3	24,7-28,1	1.096-1.355	204-236	42-64	132-141
$\epsilon$ -1	39	15,7-21,9	9,6-15,6	24,7-28,1	1.096-1.372	204-241	42-71	99-177
$\delta$ - $\epsilon$	16	15,6-21,9	5-17,8	24,7-28,1	803-1.355	150-237	24-71	99-180
$\delta$ -7	36	15,7-23,9	9,6-17,8	24,4-28,1	1.096-1.372	204-241	42-70	99-177
$\delta$ -6	19	15,6-24,2	5-17,8	23,6-28,1	1.096-1.372	204-293	24-71	99-180
$\delta$ -5	39	16,5-18,4	5,5-12,5	27,3-28,1	1.096-1.322	204-236	24-37	139-141
$\delta$ -4	29	15,6-21,9	5-17	23,6-28,1	1.096-1.355	204-237	24-37	118-180
$\delta$ -3	28	15,6-21,9	5-17,8	23,6-28,1	1.096-1.355	204-237	24-71	99-180
$\delta$ -2	36	16,5-20,5	9,6-13,6	27,3-28,1	1.096-1.355	208-236	17-37	118-141
$\delta$ -1	32	16,5-21,9	5,5-13,6	27,3-28,1	1.096-1.355	204-237	24-37	118-180
$\gamma$ -1	41	16,5-20,5	9,6-13,6	27,3-28,1	1.096-1.355	204-236	24-37	118-141
$\beta$ - $\gamma$	50	15,7-21,7	9,6-14,8	24,7-28,1	1.096-1.372	204-264	24-37	118-176
$\beta$ -12	45	16,8-21,9	10,6-15,1	24,7-28,1	1.096-1.355	204-237	24-37	118-176
$\beta$ -11	25	15,6-23,9	5-17,8	23,6-28,1	1.096-1.372	204-241	42-71	99-177
$\beta$ -10	66	16,8-21,3	10,6-13,3	27,3-28,1	1.096-1.355	204-237	24-37	118-176
$\beta$ -9	49	15,6-21,9	5-15,1	24,7-27,9	1.096-1.355	204-237	24-37	118-176
$\beta$ -8	47	15,7-21,3	9,6-15,6	23,6-28,1	1.096-1.322	204-264	24-37	99-176
$\beta$ -7	52	16,5-21,7	5,5-13,6	27,3-28,1	1.096-1.355	204-237	24-37	139-177
$\beta$ -6	44	16,5-21,7	9,6-15,1	27,3-28,1	1.096-1.355	204-237	24-37	99-180
$\beta$ -5	37	15,7-21,3	9,6-14,8	23,8-28,1	1.096-1.355	204-237	24-37	111-176

<b>β-4</b>	51	15,7-21,9	9,6-15,1	24,4-27,9	1.096-1.355	204-237	24-37	118-176
<b>β-3</b>	58	16,5-21,3	9,6-15,1	27,3-28,1	1.096-1.355	204-237	24-37	111-177
<b>β-2</b>	53	16,5-21,3	5,5-13,6	27,3-28,1	1.096-1.355	204-237	24-37	132-177
<b>β-1</b>	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>α-5</b>	36	15,6-21,3	5-14,8	23,6-27,9	1.096-1.355	204-237	24-37	99-180
<b>α-4</b>	37	15,7-21,3	9,6-15,1	23,6-28,1	1.096-1.372	204-265	24-37	118-180
<b>α-3</b>	43	15,6-21,9	5-13,6	24,4-28,1	1.096-1.355	204-237	24-37	118-176
<b>α-2</b>	38	15,7-21,3	9,6-13,3	23,6-28,1	1.096-1.372	204-241	24-37	132-177
<b>α-1</b>	38	15,7-21,3	9,6-13,3	23,6-28,1	1.096-1.372	204-241	24-37	132-177
<b>Aα-3</b>	48	15,6-21,3	5-13,3	24,7-28,1	1.096-1.355	204-237	24-37	139-177
<b>Aα-2</b>	64	16,5-18,3	9,6-10,9	24,7-26,6	1.096-1.278	204-237	24-37	139-175
<b>Aα-1</b>	70	16,5-18,3	9,6-10,9	24,7-26,6	1.096-1.278	204-241	24-37	139-176
<b>A-8</b>	78	16,5-18,3	9,6-10,9	24,4-26,6	979-1.278	187-195	24-37	139-175
<b>A-7</b>	73	16,5-20,5	9,6-13,6	27,3-27,9	961-1.355	187-236	24-37	139-141
<b>A-6</b>	59	16,5-21,7	5,5-14,8	27,3-28,1	900-1.355	187-237	24-37	139-180
<b>A-5</b>	49	15,7-21,7	9,6-14,8	24,4-27,9	961-1.355	175-237	24-37	111-176
<b>A-4</b>	69	16,5-18,3	9,6-10,9	23,8-26,6	1.096-1.278	204-236	24-37	139-141
<b>A-3</b>	71	16,5-18,3	9,6-10,9	24,4-26,6	1.096-1.278	204-237	24-37	139-177
<b>A-2</b>	26	13,8-24,2	3,7-17,8	23,6-28,1	803-1.372	150-265	24-45	99-189
<b>A-1</b>	78	16,5-18,3	9,6-10,9	24,7-26,6	979-1.278	187-237	24-37	132-175
<b>B-A</b>	43	16,5-21,3	5,5-13,3	27,3-28,1	979-1.372	187-195	24-37	120-176
<b>B-1</b>	70	16,5-18,3	5,5-10,9	24,7-26,6	1.096-1.278	204-237	24-37	132-177
<b>C-B</b>	74	16,5-21,7	9,6-13,6	27,3-27,9	1.096-1.355	204-237	24-37	139-177
<b>C-5</b>	58	15,7-18,4	9,6-12,5	24,4-27,9	961-1.355	175-237	24-37	139-175
<b>C-4</b>	25	14,1-18,3	3,7-10,9	24,4-26,6	897-1.278	150-237	24-37	99-176
<b>C-3</b>	40	15,6-20,5	5-13,6	23,6-28,1	1.096-1.372	204-236	24-37	139-141
<b>C-2</b>	45	15,6-21,7	5-15,6	23,6-27,9	1.096-1.372	204-241	42-56	139-177
<b>C-1</b>	40	15,7-21,7	9,6-15,6	23,6-28,1	803-1.372	178-265	24-37	139-180
<b>DC-4</b>	35	15,6-22,2	5-15,1	24,4-28,1	1.096-1.372	204-241	24-37	99-177
<b>DC-3</b>	75	16,5-21,7	9,6-13,6	27,3-27,9	1.096-1.355	208-237	24-37	139-177
<b>DC-2</b>	54	16,5-21,3	5,5-14,8	27,3-27,9	1.096-1.355	204-237	24-37	139-177
<b>DC-1</b>	72	16,5-21,3	9,6-14,8	27,3-28,1	1.096-1.355	204-237	24-37	139-176
<b>D-2</b>	50	15,7-21,3	9,6-15,1	23,8-27,9	961-1.372	178-241	24-37	139-177
<b>D-1</b>	37	14,1-20,5	3,7-13,6	24,4-28,1	961-1.372	150-236	24-37	99-141
<b>E-6</b>	47	16,5-20,5	9,6-13,6	27,3-28,1	961-1.372	187-236	24-37	118-141
<b>E-5</b>	46	15,7-20,5	9,6-13,6	24,7-27,9	803-1.372	178-236	24-37	118-141
<b>E-4</b>	39	15,7-21,3	9,6-13,3	24,4-28,1	961-1.372	178-195	24-37	118-176
<b>E-3</b>	46	15,7-20,5	9,6-13,3	24,4-28,1	961-1.372	178-195	24-37	139-141
<b>E-2</b>	63	15,7-20,5	9,6-13,3	24,7-27,9	961-1.322	178-195	24-37	139-141
<b>E-1</b>	68	15,7-21,3	9,6-13,3	24,4-27,9	961-1.355	178-195	24-37	132-141
<b>F-4</b>	54	15,7-18,3	9,6-10,9	24,4-26,6	1.096-1.278	204-241	24-37	132-177
<b>F-3</b>	59	16,5-18,3	9,6-10,9	24,7-26,6	961-1.278	187-241	24-37	139-177
<b>F-2</b>	68	16,5-18,4	9,6-12,5	27,3-27,9	1.096-1.322	204-241	24-37	139-175
<b>F-1</b>	58	15,7-21,3	9,6-13,3	24,4-28,1	1.096-1.322	204-237	24-37	139-176
<b>G-F</b>	29	15,7-21,3	9,6-17	23,6-28,1	803-1.372	175-265	5-37	99-177

<b>G-2</b>	50	15,6-22,1	5-16,1	24,7-28,1	1.096-1.372	204-241	24-37	111-177
<b>G-1</b>	42	15,7-21,3	9,6-16,3	23,6-28,1	1.096-1.355	204-237	42-45	139-177
<b>H-G</b>	42	15,6-23,1	5-17	23,6-28,1	1.096-1.372	204-241	24-37	99-177
<b>H-11</b>	29	16,5-21,3	5,5-13,3	27,3-28,1	961-1.372	187-195	42-45	118-177
<b>H-10</b>	30	13,8-23,1	3,7-17	23,6-28,1	803-1.372	178-264	24-37	118-176
<b>H-9</b>	42	15,7-21,3	9,6-13,3	24,4-28,1	1.096-1.372	204-265	24-37	132-177
<b>H-8</b>	67	16,8-18,3	9,6-10,9	24,4-26,6	1.096-1.278	204-236	24-37	139-141
<b>H-7</b>	41	15,7-18,3	9,6-10,9	23,6-26,6	1.096-1.278	204-241	24-37	139-177
<b>H-6</b>	36	15,7-22,2	9,6-15,1	23,6-28,1	1.096-1.372	204-241	24-37	118-177
<b>H-5</b>	26	15,6-23,1	5-17	24,4-28,1	1.096-1.372	204-241	24-37	118-177
<b>H-4</b>	40	16,5-23,1	5,5-16,7	27,3-27,9	1.096-1.372	204-241	24-37	139-177
<b>H-3</b>	45	16,5-18,3	9,6-10,9	24,4-26,6	1.096-1.278	204-241	24-37	99-177
<b>H-2</b>	38	15,7-18,3	9,6-10,9	23,6-26,6	1.096-1.278	204-241	24-37	99-175
<b>H-1</b>	43	15,7-21,9	9,6-13,6	24,4-28,1	1.096-1.372	204-241	24-37	118-177
<b>I-5</b>	32	16,5-23,1	5,5-17	27,3-28,1	887-1.372	187-265	24-37	118-180
<b>I-4</b>	52	16,8-20,5	9,6-13,6	27,3-27,9	961-1.372	187-236	24-37	132-141
<b>I-3</b>	35	16,5-21,7	9,6-13,6	27,3-28,1	887-1.372	187-265	24-37	118-180
<b>I-2</b>	43	16,8-23,1	10,6-17	27,3-28,1	1.096-1.372	204-241	24-37	118-177
<b>I-1</b>	43	15,7-23,1	9,6-17	24,4-28,1	961-1.372	178-241	24-37	118-177
<b>J-6</b>	35	15,7-23,1	9,6-17	23,6-28,1	803-1.372	178-265	24-37	118-180
<b>J-5</b>	36	15,7-23,1	9,6-17	24,4-28,1	1.096-1.372	204-265	24-37	139-180
<b>J-4</b>	40	15,6-20,5	5-13,6	23,6-28,1	1.096-1.372	204-236	24-37	132-141
<b>J-3</b>	41	16,5-21,3	5,5-13,3	27,3-28,1	961-1.372	187-195	24-37	118-177
<b>J-2</b>	35	15,7-23,1	9,6-17	23,6-28,1	803-1.372	178-265	24-37	118-180
<b>J-1</b>	42	16,5-22,1	9,6-16,1	27,3-27,9	900-1.372	187-265	24-37	132-180
<b>K-5</b>	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>K-4</b>	24	15,6-23,1	5-17	24,7-28,1	1.096-1.372	204-265	24-37	118-180
<b>K-3</b>	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>K-2</b>	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>K-1</b>	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>L-4</b>	37	15,6-23,1	5-17	24,4-28,1	1.096-1.372	204-241	24-37	99-177
<b>L-3</b>	41	14,1-18,3	3,7-10,9	24,4-26,6	961-1.278	150-241	24-37	99-175
<b>L-2</b>	40	15,7-20,5	9,6-13,6	24,4-28,1	961-1.372	175-236	24-37	99-141
<b>L-1</b>	23	13,8-23,1	3,7-17	23,6-28,1	803-1.372	150-265	24-37	99-189

Tabla 6.3: Intervalos de coexistencia de los siete parámetros paleoclimáticos calculados mediante el método *Coexistence Approach*. Los rangos de temperatura se expresan en grados centígrados y los de precipitación en mm. N: número de taxones considerados en el análisis; MAT: temperatura media anual; CMT: temperatura media del mes más frío; WMT: temperatura media del mes más cálido; MAP: precipitación media anual; MPwet: precipitación media del mes más lluvioso; MPdry: precipitación media del mes más seco; WMP: precipitación media del mes más cálido.

El proceso de cálculo de los intervalos de coexistencia ha permitido detectar algunos taxones problemáticos que, o bien aparecen de manera regular fuera de los rangos climáticos

en los que coexisten los demás (valores atípicos o *outliers*), o producen resultados ambiguos con dos posibles intervalos de coexistencia diferentes. En el conjunto de la sucesión, *Ephedra* (NLR de *Distachyapites* spp.) ha sido el único valor atípico, concretamente para los parámetros MAP, MPwet y WMP en todos los niveles en los que ha sido identificada. Por esta razón, siguiendo las indicaciones de Utescher *et al.* (2014), ha sido excluida del análisis de estos parámetros.

Los casos en los que el CA ha producido dos intervalos de coexistencia diferentes se han debido a conflictos entre las tolerancias climáticas de Cycadaceae (NLR de *Cycadopites* spp.) y *Loranthus* (NLR de *Gotanipollis loranthoides*) para la WMT (temperatura media del mes más cálido), y las de *Calamus* (NLR de *Dicolpopollis kockelii*) y *Decodon* (NLR de *Lythraceapollenites decodonensis*) para la MPwet (precipitación media del mes más lluvioso). El primero de estos conflictos se ha resuelto en favor del intervalo marcado por *Loranthus*, ya que el valor mínimo de WMT de Cycadaceae es el que más se aleja del resto de valores marcados por los demás taxones. En el segundo caso, se ha seleccionado el intervalo marcado por *Calamus*, ya que consideramos que el área de distribución actual de este género refleja sus requerimientos climáticos de manera más ajustada que en el caso de *Decodon*, ya que este último es un género monotípico que habita únicamente en la costa atlántica de Norteamérica. Sin embargo, Grímsson *et al.* (2012) han señalado que la variabilidad morfológica de los granos de polen, frutos y semillas fósiles de *Decodon* demuestran que experimentó una notable diversificación durante el Cenozoico, periodo durante el que existieron varias especies distribuidas por Norteamérica, Europa y Asia. Esto indica que su rango climático debió ser considerablemente más amplio en el pasado.

En el cálculo de los parámetros MAT (temperatura media anual), CMT (temperatura media del mes más frío) y MPdry (precipitación media del mes más seco) no se ha producido ningún conflicto entre taxones, ni ha aparecido ningún valor atípico.

A pesar de la alta diversidad taxonómica, los intervalos obtenidos son relativamente amplios a nivel de muestra (Tabla 6.3, Fig. 6.21). Sin embargo, si utilizamos todos los niveles presentes en cada uno de los periodos estudiados (Rupeliense, Chattiense y Aquitaniense) se obtienen intervalos estrechos que permiten una reconstrucción paleoclimática precisa de cada piso (Tabla 6.4).



Edad	MAT	CMT	WMT	MAP	MPwet	MPdry	WMP
AQ	15,7-20,5	9,6-13,3	24,7-27,9	1.096-1.355	204-236	24-37 42-64	139-141
CHS	16,8-18,4	10,6-12,5	27,3-27,9	1.096-1.355	208-236	24-37 42-70	139-141
CHI	16,5-18,3	9,6-10,9	27,3-27,9 24,4-26,6	1.096-1.278	208-236 187-195	24-37 42-56	139-141
RU	16,8-18,3	10,6-10,9	27,3-27,9 24,4-26,6	1.096-1.278	204-236 187-195	24-37 42-45	139-141

Tabla 6.4: Intervalos de coexistencia para las diferentes edades de los sedimentos de As Pontes (RU: Rupeliense; CHI: Parte inferior del Chattiense; CHS: Parte superior del Chattiense; AQ: Aquitaniense). En las edades en las que se han obtenido dos intervalos de coexistencia que no se solapan, se indican ambos. Los rangos de temperatura están expresados en grados centígrados y los de precipitación en mm. MAT: temperatura media anual; CMT: temperatura media del mes más frío; WMT: temperatura media del mes más cálido; MAP: precipitación media anual; MPwet: precipitación media del mes más lluvioso; MPdry: precipitación media del mes más seco; WMP: precipitación media del mes más cálido.

No existen diferencias importantes entre los intervalos obtenidos en cada uno de los pisos. La MAT del Rupeliense y Chattiense se mantiene constante entre 16,5°C y 18,4°C. En el Aquitaniense el rango aumenta hasta 15,7°C-20,5°C, posiblemente debido a la menor cantidad de muestras analizadas en los materiales de este piso, dejando abierta la posibilidad de un aumento o un descenso de temperaturas. Los taxones que marcan el límite inferior de MAT en algún nivel de la sucesión y que, por tanto, representan los elementos más térmicos de la vegetación, son Bombacaceae, *Alchornea*, Cycadaceae, Mastixiaceae, *Calamus*, Icacinaceae, *Toddalia* y *Engelhardia*. Los que caracterizan el límite superior en algún nivel, y que por tanto podemos considerar menos termófilos o más mesófilos, son *Loranthus*, *Cedrus*, *Hedera*, *Decodon*, *Lycopodiella inundata*, *Liquidambar*, *Picea*, *Rhamnus*, *Tsuga*, *Zelkova*, *Ostrya*, *Sapium*, *Tilia*, *Platycarya*, *Fothergilla*/*Hamamelis* y *Nyssa*.

El parámetro CMT muestra igualmente valores prácticamente constantes para el Rupeliense y el Chattiense. En el Rupeliense el intervalo es extremadamente preciso, entre 10,6°C y 10,9°C, aumentando a 10,6°C-12,5°C en CHS. De nuevo, el Aquitaniense muestra un rango más amplio (9,6°C-13,3°C). Los taxones responsables del límite inferior de este parámetro son Bombacaceae, Mastixiaceae, *Microlepis*, Cycadaceae, *Calamus*, Icacinaceae y Cyrillaceae. El superior viene determinado por *Hedera*, *Picea*, *Cedrus*, *Loranthus*, *Decodon*, *Corylus*, *Zelkova*, *Liquidambar*, *Sapium*, *Tilia*, *Platycarya*, *Rhamnus*, *Sparganium* y *Tsuga*. Por su parte, los valores de WMT son muy homogéneos para toda la sucesión, con un rango global de 24,4°C-27,9°C. Los taxones que determinan el límite inferior en alguno

de los niveles estudiados son Icacinaceae, Sapotaceae, Cycadaceae, *Toddalia*, *Symplocos*, *Sapium* y Cyrillaceae. Por su parte, los que marcan el límite superior son *Loranthus*, *Cladium*, *Azolla*, *Sambucus*, Araliaceae, Anthocerotales, *Nyssa*, Cyrillaceae y *Lycopodium*.

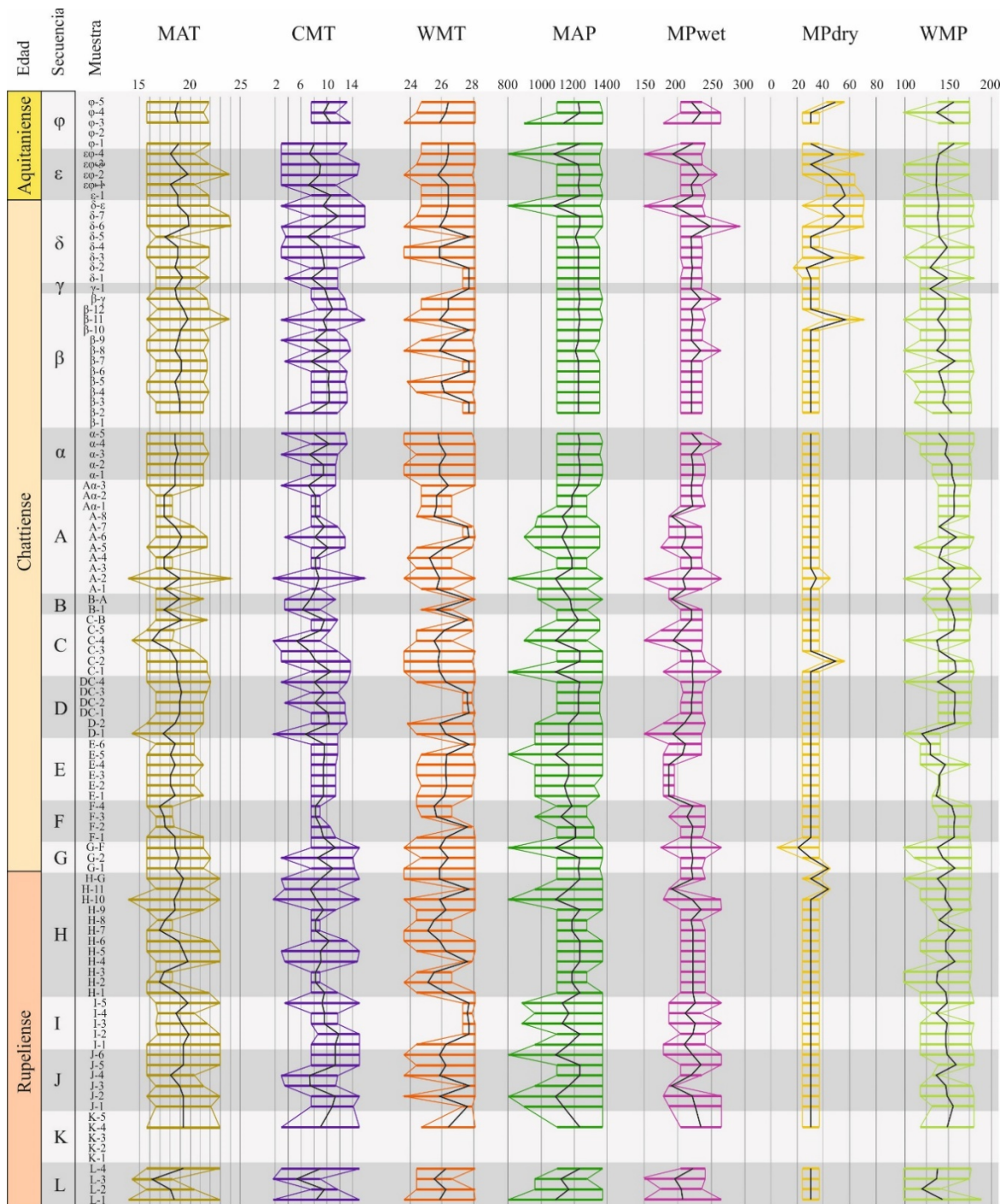


Figura 6.21: Representación de los intervalos de coexistencia obtenidos en cada uno de los niveles de As Pontes y para cada uno de los parámetros climáticos analizados. MAT: temperatura media anual; CMT: temperatura media del mes más frío; WMT: temperatura media del mes más cálido; MAP: precipitación media anual; MPwet: precipitación media del mes más lluvioso; MPdry: precipitación media del mes más seco; WMP: precipitación media del mes más cálido.

Los rangos de MAP obtenidos también son muy similares a lo largo de la sección de As Pontes, entre 1.096 y 1.355 mm. Por una parte, las plantas que definen el límite inferior de este parámetro son *Calamus*, *Cyrillaceae*, *Fothergilla/Hamamelis*, *Distylium*, *Cycadaceae*, *Corylopsis* y *Liquidambar*, y por otra, las que delimitan el superior son *Olea*, *Loranthus*, *Ostrya* y *Lawsonia*. La MPwet se encuentra entre los 204 y los 236 mm para toda la sucesión, con un intervalo adicional ligeramente inferior en el Rupeliense y CHI (187-195 mm). En este caso, *Mastixia*, *Reevesia*, *Engelhardia*, *Calamus*, *Distylium*, *Microlepidium* y *Cycadaceae* marcan el límite inferior en alguno de los niveles; y *Taxodiaceae*, *Hedera*, *Loranthus*, *Fothergilla/Hamamelis*, *Decodon*, *Vitis*, *Ostrya*, *Pinus* y *Lonicera* determinan el superior.

Para el parámetro MPdry se han calculado intervalos entre 24 y 37 mm en toda la serie estratigráfica. Además, en todas las edades se ha obtenido uno adicional, que no se solapa con el anterior, con valores entre 42 y 70 mm. Aquí, los géneros que marcan el límite inferior son *Cladium*, *Engelhardia* y *Fothergilla/Hamamelis*, y los responsables del superior son *Olea*, *Buxus*, *Ephedra*, *Platycarya*, *Toddalia* y *Pterocarya*. Por su parte, el rango de WMP no muestra diferencias a lo largo de la sucesión, manteniéndose entre 139 y 141 mm. Los taxones que determinan el límite inferior en alguna de las muestras estudiadas son *Cyrillaceae*, *Reevesia*, *Distylium*, *Chloranthaceae*, *Sapindaceae* y *Corylopsis*, mientras que los que marcan el superior son *Juglandaceae*, *Hedera*, *Lonicera*, *Fothergilla/Hamamelis*, *Quercus*, *Nuphar*, *Cedrus*, *Vitis* y *Plantago*.

## 7. Consideraciones tafonómicas

Entender cómo ha sido producido y qué modificaciones ha experimentado un fósil puede resultar tan importante como conocer qué tipo de organismo lo ha originado. Los procesos que experimentan las entidades biológicas hasta dar lugar a las fósiles, como son la producción, el transporte, la sedimentación, el enterramiento, la resedimentación, los procesos de deformación, la reelaboración, etc., son objeto de estudio de la Tafonomía (Fernández López, 1988, 1991b; Fernández López, 2005). Los procesos tafonómicos o de fosilización se producen en dos etapas denominadas Bioestratinomía y Fosildiagénesis. La primera se ocupa de las transformaciones ocurridas desde la producción de las entidades biológicas hasta su enterramiento final (Lawrence, 1971). La segunda trata la fase de post-enterramiento experimentada por estas.

Las plantas raramente fosilizan enteras, por lo general se desarticulan y sus partes se encuentran preservadas habitualmente por separado. Los restos vegetales más usuales en el registro fósil son troncos, hojas, frutos, semillas, palinomorfos y resinas. De acuerdo con Schopf (1975), los tipos más comunes de conservación vegetal son: a) compresiones, b) impresiones y moldes, c) permineralizaciones y petrificaciones, y d) preservación duripártica o de partes duras. Los palinomorfos se conservan principalmente de forma duripártica, es decir, manteniendo la materia orgánica de la que están compuestos en un estado prácticamente inalterado, o con pocas modificaciones morfológicas y moleculares (Spicer, 1991). Este tipo de preservación es posible gracias a la esporopolenina presente en la esporodermis/exina de las miosporas y a la quitina que constituye la pared de las esporas y otras estructuras fúngicas. De forma poco habitual, algunos autores han encontrado moldes en los que se conservan los detalles de la ornamentación de la exina, así como casos de permineralización en los que partículas minerales como la pirita ocupan el espacio intracelular de los granos de polen (Martín-Closas & Gomez, 2004). Estos dos últimos tipos de conservación de palinomorfos no se han hallado en As Pontes.

El estudio de los procesos tafonómicos es indispensable para llevar a cabo cualquier tipo de interpretación paleoecológica a partir de asociaciones fósiles (Ferguson *et al.*, 1999; Versteegh & Zonneveld, 2002; Martín-Closas & Gomez, 2004), y su importancia en estudios palinológicos ha sido puesta de manifiesto por diversos autores (Tiwari *et al.*, 1994; Campbell, 1999; Carrión, 2002; Barrón & Comas-Rengifo, 2007; Traverse, 2007; Peyrot, 2011). La fosilización es un proceso que implica pérdida o disminución de información

paleobiológica debido a diferentes circunstancias que han actuado como filtros sucesivos (Fernández López, 1991a). Así, los principales factores identificados en las asociaciones de As Pontes han sido los relacionados con la producción, el transporte, la preservación y el tipo de ambiente sedimentario.

## 7.1 Aspectos bioestratigráficos

### 7.1.1 Producción

Cualquier interpretación paleoecológica a partir de datos palinológicos debe tener en cuenta que los porcentajes relativos de miosporas y demás palinomorfos presentes en las asociaciones identificadas, no se corresponden numéricamente con la representación que el taxón que las produjo tuvo en la paleoflora. Esto es debido a que cada uno produjo cantidades diferentes de polen o esporas, lo cual ocasionó un sesgo en la abundancia relativa de estos en los conjuntos palinológicos. Así, el 93% de las asociaciones de As Pontes está constituido por miosporas, mientras que las esporas de hongos suponen un 2% y las de algas un 4%. En el conjunto de las miosporas, los granos de polen suelen predominar sobre los de las esporas de pteridófitos y briófitos (Fig. 6.2). Tan solo en los niveles I-5, D-1, A-2, A-8 y  $\beta$ -2, los porcentajes de esporas de pteridófitos son superiores a los de granos de polen.

En el caso de las plantas, el tipo de dispersión de las miosporas permite hacerse una idea del grado de producción de cada especie. Las principales estrategias de dispersión y polinización son la anemofilia, la hidrofilia y la zoofilia, en las que los vectores de transmisión son el aire, el agua y los animales, respectivamente. Normalmente, las plantas anemófilas presentan una producción polínica más elevada que las zoófilas e hidrófilas por lo que a menudo se encuentran sobrerrepresentadas en mayor o menor medida en los conjuntos palinológicos (Moore *et al.*, 1991; Traverse, 2007). Este hecho ha sido comprobado en sedimentos cuaternarios, en los que la afinidad botánica de las miosporas identificadas es indudable y, por tanto, se pueden hacer estimaciones fiables de la producción polínica de cada taxón basándose en la de esos mismos en la actualidad. Por ejemplo, es sabido que el polen de *Tilia* se encuentra pobremente representado con respecto al de *Quercus* en sedimentos lacustres cuaternarios de Europa y Norteamérica, ya que la producción polínica de las especies de tilos es significativamente menor que la de las de robles (Prentice, 1985). Actualmente, géneros como *Betula*, *Alnus*, *Corylus* y, especialmente *Pinus*, se encuentran entre los mayores productores de polen (Faegri & Iversen, 1989; Moore

et al., 1991; Traverse, 2007). En cuanto a la dispersión zoófila, el tipo más común es la entomofilia, en la que los insectos funcionan como vector de polinización.

Algunos autores han introducido factores de corrección para suavizar el sesgo ocasionado por la producción diferencial en los conjuntos palinológicos, que es independiente del tamaño de la cuenca de sedimentación (Prentice, 1985). Una vez más, estos índices han sido empleados en estudios del Cuaternario y son difícilmente aplicables a nuestros resultados ya que no conocemos con certeza la producción polínica de muchos de los organismos vegetales que dieron lugar a los palinomorfos conservados en la Cuenca de As Pontes. A pesar de ello, sí podemos asumir que algunas de las especies identificadas aparecen sobrerrepresentadas en mayor o menor medida en nuestras asociaciones.

Así, hemos encontrado niveles dominados por una única especie, que por lo general suele ser polen de *Pinuspollenites* spp., *Cupressacites* spp., *Myricipites* spp. y *Tricolporopollenites villensis*, producidos por árboles o arbustos. Si bien estos debieron tener un papel relevante en la vegetación local y regional de la zona, la gran productividad de las plantas que los generaron contribuyó de manera importante a sus elevados porcentajes en algunos niveles. Posiblemente, otros elementos arbóreos que en cierto grado se encuentran sobrerrepresentados son las juglandáceas *Plicatopollis hungaricus* y *Momipites* spp., las fagáceas *Quercoidites microhenrici*, *Tricolporopollenites dolium* y *Cupuliferoipollenites oviformis*, y las especies *Aceripollenites striatus* y *Tripoporopollenites robustus*. Del mismo modo, es probable que la elevada producción de polen de algunos taxones anemófilos herbáceos como *Cyperaceaepollis* y *Sparganiaceapollenites* haya contribuido a su elevada representación. Este sería también el caso de *Dicolpopollis kockelii*, que fue producido por palmeras trepadoras del género *Calamus*.

Es destacable la escasa representación de polen como *Alnipollenites verus*, *Carpinipites carpinoides*, *Eucommiapollis* spp., *Platanipollis ipelensis*, *Polyatriopollenites stellatus*, *Salixipollenites* spp., *Betulaepollenites/ Trivestibulopollenites betuloides* y *Tripoporopollenites coryloides*, que debieron ser producidos en gran número por taxones arbóreos caducifolios anemófilos, ya que se relacionan con los géneros actuales *Alnus*, *Carpinus*, *Eucommia*, *Platanus*, *Pterocarya*, *Salix*, *Betula* y *Corylus*, respectivamente. Su presencia puntual en las asociaciones indica una limitada importancia en la paleovegetación.

Otros taxones con porcentajes elevados en determinadas muestras no pueden justificarse desde el punto de vista de su producción ya que fueron generados en bajas

cantidades. Así, la predominancia de *Cyrtillaepollenites* spp. en numerosos niveles indica que la familia Cyrtillaceae tuvo una representación sustancial en las inmediaciones de la zona de sedimentación. Los picos de *Laevigatosporites* spp., *Camarazonosporites* spp., *Nymphaepollenites* spp. y *Vitispollenites tener* sugieren una explicación similar.

### 7.1.2 Transporte

En cualquier estudio paleopalinológico es importante conocer la procedencia de los microfósiles y el modo en el que llegaron hasta el lugar de fosilización, ya que estos aspectos tienen un efecto directo en su abundancia en las tafocenosis y, consecuentemente, en las reconstrucciones paleoecológicas que se pueden realizar tras el estudio de estas. Para ello, es necesario conocer el tipo de dispersión de los palinomorfos, su aerodinámica e hidrodinámica, que están determinadas por su estructura morfológica, así como la altura a la que son producidos, ya que estos factores condicionan su capacidad de transporte y, por tanto, la probabilidad de alcanzar la zona en donde fosilizaron.

La capacidad de transporte de las esporas de pteridófitos tiene una problemática particular. Si bien la mayor parte de los helechos presentan una dispersión anemófila, la baja eficiencia del transporte aéreo en las criptógamas se ha indicado en varios estudios (Barrón & Comas-Rengifo, 2007; Matthias & Giesecke, 2014). Sin embargo, una vez en el suelo, pueden ser transportadas a largas distancias por el agua. Por ejemplo, *Polypodium* y otros muchos helechos producen esporas que por su tamaño aparentan ser pesadas, pero que en realidad son muy ligeras (Traverse, 2007). De hecho, son abundantes en sedimentos clásticos marinos en zonas relativamente alejadas de la costa como resultado de un transporte fluvial (Larsson *et al.*, 2006; Willumsen *et al.*, 2014). En cuanto a la morfología de los granos de polen, se ha observado que generalmente las plantas anemófilas los producen pequeños y ligeros, lo cual facilita su dispersión por el viento (Traverse, 2007). Particularmente, los bisacados de la mayoría de coníferas poseen una extraordinaria capacidad dispersiva gracias al desarrollo de sacos aeríferos que favorecen largos periodos de flotación, tanto en el aire como en el agua, lo cual permite que sean transportados a largas distancias (Ertl *et al.*, 2012).

El hábito y el porte de las plantas también son factores determinantes en la dispersión de los palinomorfos. Normalmente, cuanto mayor es la altura a la que son producidos, más elevado es el potencial de dispersión de estos por parte del viento (Moore *et al.*, 1991; Ferguson *et al.*, 1999). De manera general, los taxones herbáceos presentan un potencial de

diseminación menor que los arbustivos y estos, a su vez, que los arbóreos. Por otra parte, las esporas de hongos y las de pteridófitos tienen una capacidad de dispersión aérea reducida.

Moore *et al.* (1991) describieron los principales mecanismos por los que las miosporas pueden llegar al lugar de depósito, en una cuenca lacustre o palustre de pequeño tamaño rodeada de vegetación arbórea. Existen cinco fuentes principales de aporte (Fig. 7.1):

1. El dosel vegetal (c1), cuyo reflejo en las tafocenosis se corresponde con las miosporas producidas en la parte más alta de las formaciones forestales, que son transportadas por el viento por encima de estas.
2. El sotobosque (c2) donde se agrupan palinomorfos producidos por debajo del dosel arbóreo, o que llegan al suelo del bosque desde este por la acción de la gravedad.
3. Las precipitaciones (c3), que llevan palinomorfos recogidos del aire por las gotas de lluvia.
4. El componente local (c4), constituido por las miosporas producidas por la vegetación que se desarrolla en el cinturón adyacente a la zona lacustre o palustre.
5. El elemento transportado por el agua (c5), es decir, el conjunto de palinomorfos que son arrastrados hasta el lugar de enterramiento por corrientes hidráulicas.

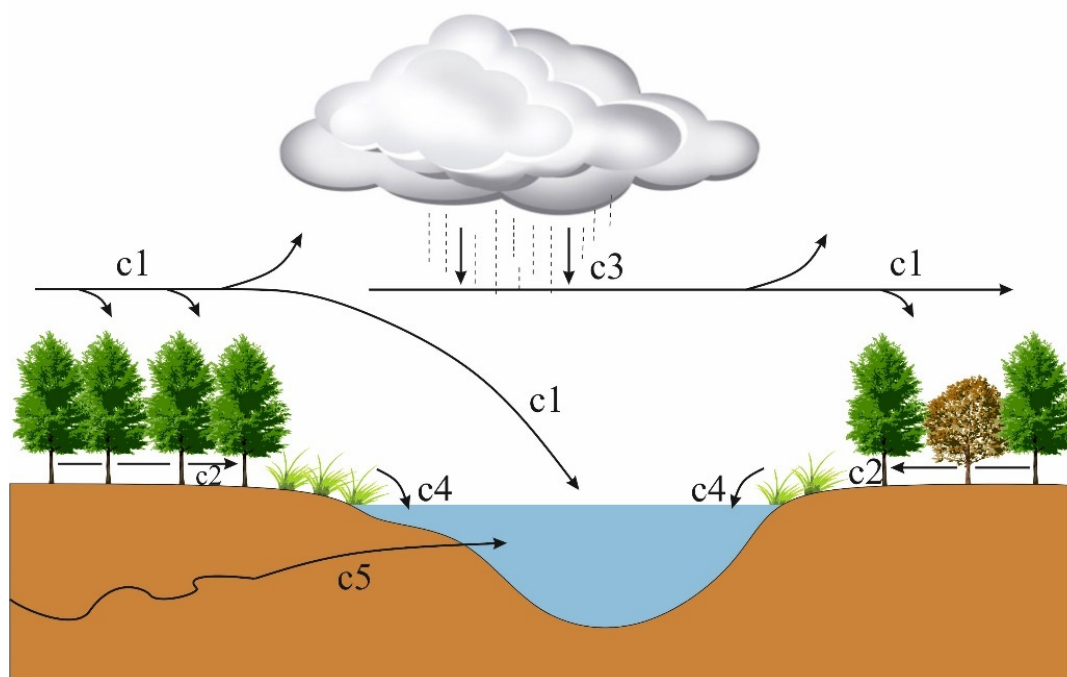


Figura 7.1: Representación esquemática de las principales vías de entrada de los palinomorfos en un medio acuático [modificado de Moore *et al.* (1991)]. c1, el dosel; c2, el sotobosque; c3, las precipitaciones; c4, el componente local; c5, el elemento transportado por el agua.



En cualquier estudio palinológico resulta complicado diferenciar la importancia relativa de cada uno de los tipos de aporte descritos, que tienen un carácter más bien teórico. Por esta razón, generalmente se reconocen las señales “locales” (parautóctonas), “extra-locales” y “regionales” (alóctonas), que se basan en la distancia desde la zona en la que fueron producidos a la de acumulación. Dentro de estas tres señales están integrados los cinco componentes teóricos descritos anteriormente. Así, la vegetación local representa las comunidades que se desarrollaron en las inmediaciones de la zona lacustre/palustre e integra a los palinomorfos que proceden de c4 y, parcialmente, los de c2 y c5. Una gran proporción de estos fueron producidos por la flora acuática y la vegetación azonal.

El cinturón de vegetación que se desarrolló fuera de la influencia directa del medio lacustre/palustre, está representado en las palinofloras por la señal extra-local, a la cual contribuyeron parcialmente c1, c2 y c5. El límite entre la vegetación local y la extra-local depende de las condiciones geomorfológicas, hidrológicas y climáticas de la cuenca. Algunos autores como Tauber (1965) y Jacobson & Bradshaw (1981) establecieron un radio de entre 20 y 100 m alrededor de la zona de fosilización, más allá del cual se desarrollaría la vegetación extra-local en zonas forestadas, aunque obviamente esta distancia variará dependiendo del tamaño de la cuenca. Existen dudas acerca de la importancia de c2 en cuencas pequeñas forestadas. Tradicionalmente, se ha considerado que la capacidad de dispersión por el viento se ve obstaculizada en el interior de formaciones boscosas, en donde las miosporas pueden quedar fácilmente atrapadas entre los árboles, siendo la mayoría depositadas en el suelo del bosque (Tauber, 1977; Moore *et al.*, 1991). Sin embargo, Matthias & Giesecke (2014) han indicado que c2 es el componente que mayor cantidad de polen aporta en lagos de pequeño tamaño (100-200 m).

Por último, la señal regional representa la vegetación que existió en los límites de la cuenca, que, dado su tamaño, especulamos que pudo estar entre 1 y 10 km. El aporte de estos palinomorfos se llevó a cabo por c3 y, de manera parcial, por c1. En As Pontes, las floras locales, extra-locales y regionales correspondían a biotopos bien diferenciados: vegetaciones azonales, zonales o climatófilas de baja altitud y zonales de altitud media.

### *El papel del transporte en los conjuntos palinológicos de As Pontes*

Diversos autores como Nichols (1995) y Traverse (2007) han señalado que en ambientes someros de sedimentación palustre y lacustre las asociaciones palinológicas registradas tuvieron, en gran medida, su origen en la vegetación local y extra-local de los alrededores del medio acuático. La afinidad botánica de los taxones dominantes en este tipo de asociación indica que la vegetación fue altamente dependiente de la humedad edáfica de los medios pantanosos o los márgenes del lago. Esto implica que el componente c4 supuso la principal vía de entrada de palinomorfos en los sedimentos. Los elementos del sotobosque y los aportes fluviales (c2 y c5) también debieron contribuir significativamente en las tafocenosis. El reducido tamaño de la cuenca estudiada (12 km<sup>2</sup>) limitó las distancias de traslado por las vías mencionadas, que probablemente fueron menores de 10 km.

La relevancia de la flora local, parautóctona desde un punto de vista tafonómico, se pone de manifiesto a lo largo de toda la sección por los altos porcentajes de taxones azonales (Fig. 6.14). Entre ellos, los más abundantes son *Cyrillaceaepollenites* spp., *Myricipites* spp., *Cupressacites* spp., *Cyperaceaepollis* spp., *Sparganiaceaepollenites* spp., *Nymphaeapollenites* spp. y *Dicolpopollis kockelii*. Las variaciones en sus abundancias a lo largo del registro palinológico reflejan los cambios del nivel de la lámina de agua del lago. El más llamativo es la alternancia entre *Cupressacites* spp. y *Cyrillaceaepollenites* spp. (Fig. 7.3), que se repite a lo largo de toda la sección, aunque es más claramente identificable durante el intervalo que abarca el Rupeliense y CHI, reflejando una sucesión ecológica repetitiva de la cual se han registrado 18 ciclos.

La presencia de otros taxones con una menor representación también estuvo controlada por los cambios de profundidad de las aguas del lago, que fueron los causantes de la alternancia entre *Cupressacites* spp. y *Cyrillaceaepollenites* spp., como demuestra su relación de dependencia con los ciclos mencionados. Así, los valores del primer género muestran una elevada correlación con los de *Inaperturopollenites* spp., *Nymphaeapollenites* spp., *Graminidites* spp., *Orapollis potsdamensis*, *Aglaoreidia pristina* y *Chenopodipollis* spp. (Tabla 7.2). Estas plantas formaron parte de una misma comunidad vegetal acuática o higrófitas que se desarrolló durante los periodos de mayor nivel de la lámina de agua, como se explicará en detalle más adelante.

En los momentos de menor nivel hídrico, las áreas que previamente se encontraban inundadas fueron ocupadas por otras comunidades con diferentes requerimientos ecológicos,

aunque igualmente dependientes de la humedad edáfica. En estas etapas adquirió una mayor importancia la presencia de *Cyrtillaceapollenites* spp., *Myricipites* spp., *Dicolpopollis kockelii*, *Sparganiaceapollenites* spp. y *Cyperaceapollis* spp.

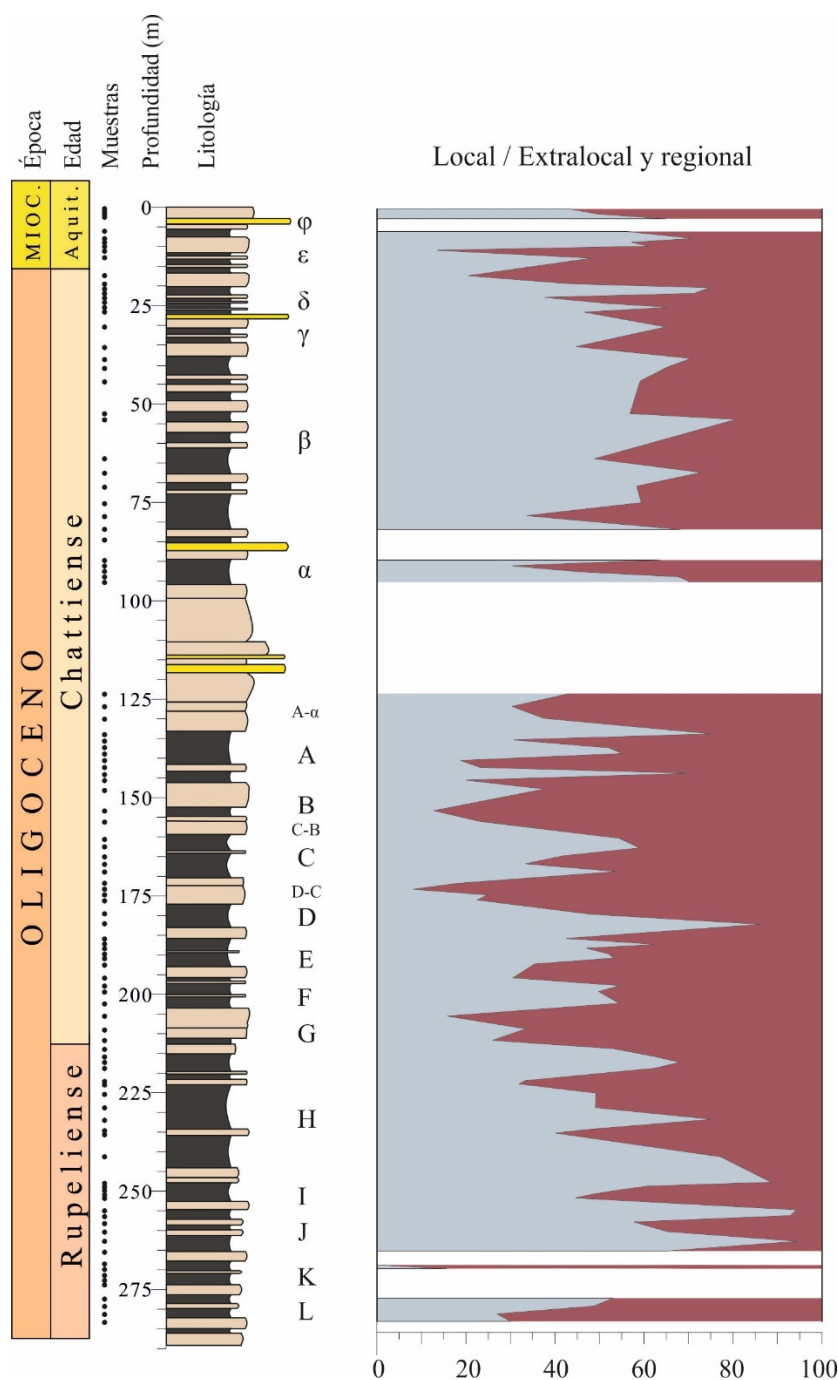


Figura 7.2: Estimación de la importancia relativa del componente local respecto al extra-local/regional a lo largo de la serie estratigráfica, basada en la capacidad de transporte y el comportamiento ecológico de los taxones identificados en la sucesión (ver texto). Las señales extra-local y regional se han representado juntas debido a la imposibilidad de diferenciarlas en la mayor parte de los taxones identificados. En el Apéndice 2 se muestra una lista taxonómica completa en donde se indica el carácter local, extra-local y regional de cada una de las especies reconocidas.

Por su parte, los cambios en las abundancias de las esporas de briófitos y pteridófitos parecen señalar que procedieron de la vegetación local, ya que juegan un papel importante en la sucesión. Así, los picos de *Camarozonosporites* spp. en los niveles F-3, D-2, C-4, A-2, A-8 y  $\beta$ -2 preceden a los máximos de abundancia de *Cupressacites* spp., mientras que los de *Laevigatosporites* spp. en J-6, I-5, H-4, H-9, E-5, D-1, A-6,  $\beta$ -4 y  $\gamma$ -1 coinciden con los de *Cyrtillaepollenites* spp.

Aunque de manera general, la flora local se encuentra bien representada en toda la sucesión, su importancia relativa es mayor durante el Rupeliense, CHS y el Aquitaniense, y disminuye durante CHI (Fig. 7.2). En este último periodo, las especies *Tricolporopollenites villensis*, *Cupuliferoipollenites oviformis*, *Caryapollenites simplex* y *Spinulaepollis arceuthobioides* adquieren una mayor relevancia. Estos no participaron en la dinámica cíclica local dependiente de la lámina de agua descrita anteriormente. Además, presentan una alta correlación entre ellos, por lo que debieron formar parte de un mismo biotopo y pueden interpretarse como representantes de la flora regional. La vía de entrada al sistema lacustre de estos elementos alóctonos se habría producido a través de c1, c3 y c5.

A partir de CHI también se produjo un llamativo incremento de las especies *Aceripollenites striatus*, *Vitispollenites tener* y *Rhuspollenites striaticus*, que están relacionadas con los géneros actuales *Acer*, *Vitis* y *Rhus*, respectivamente. Los dos primeros son integrantes habituales de comunidades ripícolas, por lo que podríamos interpretar que la especie que produjo los granos de polen de *Rhus* también formó parte de estos mismos hábitats. Las miosporas de las especies citadas debieron llegar al medio de fosilización principalmente por medio de transporte fluvial (c5) y representan a una flora alóctona de carácter extra-local o regional. El aumento de estos elementos sugiere una mayor importancia de la influencia fluvial en la cuenca a partir de CHI, la cual se acentúa durante CHS y el Aquitaniense, que es cuando estas especies alcanzan sus máximos porcentajes. Este análisis concuerda con las inferencias ambientales proporcionadas por la sedimentología, que señala un aumento gradual de los materiales detríticos hacia el techo de la sucesión y una disminución de la potencia de los paquetes de lignito (Fig. 2.11) (Cabrera *et al.*, 1994; Cabrera *et al.*, 1995; Sáez & Cabrera, 2002).

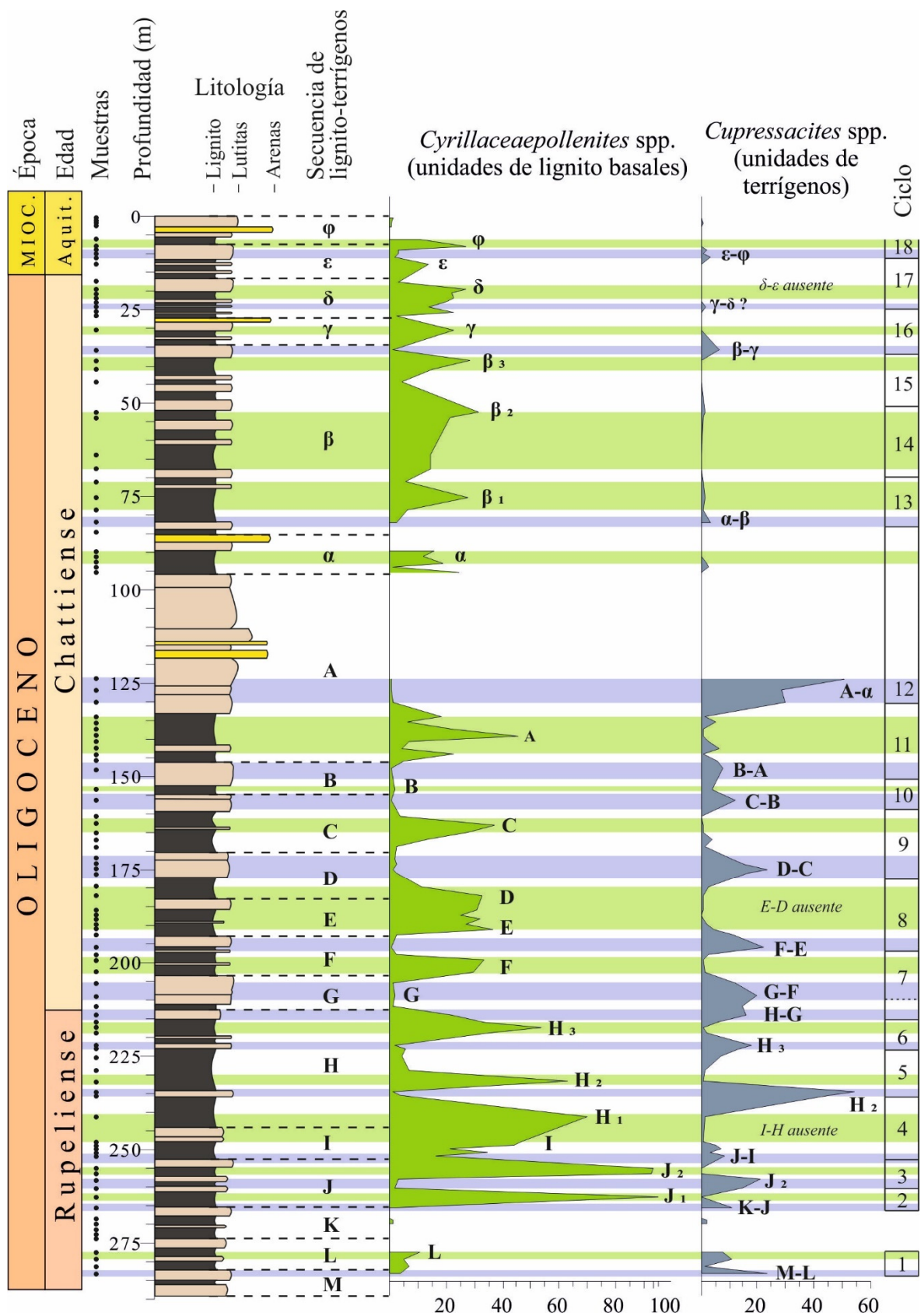


Figura 7.3: Ciclos de alternancia entre *Cyrillaceapollenites* spp. y *Cupressacites* spp. El primer taxón prevalece en las unidades de lignito mientras que el segundo lo hace en las clásticas, compuestas principalmente de arcillas. En total se reconocen 18 ciclos.

Resulta más complicado interpretar la procedencia de otros taxones. En concreto, *Pinuspollenites* spp. se considera habitualmente un elemento de la flora regional debido a la extraordinaria capacidad de transporte del polen bisacado. Sin embargo, es posible que algunas poblaciones de pinos tuvieran un carácter local, como sugiere la presencia de piñas y ramas en la secuencia  $\delta$  (López-Martínez *et al.*, 1993; Aréchaga *et al.*, 2011), aunque estos autores no aclaran si se recuperaron en la unidad de lignitos o en la de arcillas. Si se tratara de esta última litología, que en As Pontes representa medios de sedimentación de mayor energía, no se podría descartar que los macrorrestos fueran transportados. Por otra parte, *Buxapollis buxoides*, *Olaxipollis matthesii*, *Oleoidearumpollenites reticulatus*, *Tricolporopollenites* cf. *boureaui*, *T. crassiexinus*, *T. edmundi*, *Ulmipollenites* spp. y *Sapotaceoidaepollenites* spp. tuvieron igualmente un carácter anemófilo y muestran valores elevados en la mitad inferior de la sucesión (Fig. 6.14). Probablemente las plantas productoras formaron parte de la vegetación regional y/o extra-local, ya que sus requerimientos ecológicos no debieron ser los más adecuados para desarrollarse en zonas encharcadas. No obstante, no se puede descartar que algunos o todos ellos se encontraran presentes, de forma escasa, cerca de los márgenes del lago. La misma interpretación podría ser válida para *Momipites* spp., *Tricolporopollenites dolium* y *Plicatopollis hungaricus*. En este último caso se trata de especies anemófilas que muestran porcentajes significativos en toda la sección y que debieron tener un carácter regional, ya que no se vieron afectados significativamente por las oscilaciones del nivel de agua en la cuenca (Fig. 6.14).

Una vez que los palinomorfos entran en el medio acuático pueden flotar durante un tiempo variable dependiente de su hidrodinámica. Cuando el espacio intracelular con contenido aéreo se satura de agua y la densidad del palinomorfo iguala a la del medio acuático, este comienza a hundirse (Martín-Closas & Gomez, 2004). Las asociaciones palinológicas de As Pontes quedaron preservadas en medios lacustres y palustres. Durante el proceso de descenso en la columna de agua y una vez depositados en los sedimentos del fondo, los palinomorfos debieron ser degradados por organismos invertebrados acuáticos, fúngicos y microbianos. En un contexto lacustre, la sedimentación está condicionada por la estratificación del agua (Martín-Closas & Gomez, 2004). Esta está controlada por las diferencias de densidad, las cuales pueden dar lugar a capas de agua estables que apenas se mezclan entre sí. Al ser la densidad del agua dependiente de la cantidad de iones disueltos que contiene y, especialmente, de su temperatura, estos son los principales factores que controlan el proceso de estratificación.

Las aguas de un lago con escasas diferencias de temperatura desde su superficie hasta el fondo pueden ser completamente mezcladas por el viento, favoreciendo una distribución relativamente homogénea del oxígeno y de los organismos. Este modelo es el clásicamente empleado para entender el funcionamiento de un lago en zonas templadas y frías desde el otoño hasta la primavera (Wetzel, 1981; Dodds, 2002). Por el contrario, en los lagos de cierta profundidad localizados en zonas cálidas o en zonas templadas durante la estación estival, las aguas superficiales se encuentran a mayor temperatura que las profundas. Esta situación mantenida en el tiempo conduce al establecimiento de capas independientes. La superior se denomina epilimnion, mientras que la inferior se llama hipolimnion. Esta última es más fría, tiene una temperatura más o menos constante y a menudo un contenido en oxígeno significativamente más bajo. La capa de rápida transición de temperatura situada entre las dos anteriores es el metalimnion o termoclina. Así pues, la mayor disponibilidad de oxígeno durante la fase de flotación en la zona poco profunda favorece la degradación biológica aerobia.

En los medios acuáticos de As Pontes existió un aporte importante de materia orgánica que produjo la rápida oxidación de esta y el consumo del oxígeno disponible dando lugar a condiciones anaeróbicas propicias para la conservación de palinomorfos. Este tipo de ambiente se pudo dar tanto en las zonas de mayor profundidad del lago, como en aguas someras estancadas y en turberas. En estas últimas el aporte de materia orgánica fue mayor que la tasa de descomposición de la misma por parte de bacterias y hongos. Así pues, en los fondos se llevó a cabo predominantemente la descomposición anaerobia. De acuerdo a Allison (1988), las reacciones más frecuentes en un medio dulciacuícola son la reducción de compuestos nitrogenados y la formación de metano y ácidos húmicos. Estos últimos conducen a un descenso del pH y al establecimiento de un medio ácido.

Los procesos de biodegradación han quedado reflejados en las asociaciones palinológicas. Estos tienen como consecuencia por un lado la pérdida del citoplasma y la intina y, por otro, la degradación de la exina. La esporopolenina de la pared de las miosporas es un compuesto extraordinariamente resistente, pero puede descomponerse por la actividad de diversos organismos en un proceso que puede llevarse a cabo antes y después del enterramiento de los palinomorfos. Elsik (1966) describió tres patrones de biodegradación en la pared de las miosporas:

1. Perforaciones circulares con el margen simple de hasta 2  $\mu\text{m}$  de diámetro.

2. Perforaciones redondeadas con el margen irregular, de tamaño mayor de 2  $\mu\text{m}$  de diámetro.
3. Perforaciones alargadas sin una forma claramente definidas y ramificadas.

En los conjuntos palinológicos de As Pontes todas las degradaciones biológicas identificadas corresponden al tipo 2 (Fig. 7.4). Elsik (1966) indicó que este tipo de perforaciones son producidas por la acción de hongos y bacterias. Algunas de estas alteraciones tienen una forma que sugiere que fueron producidas por penetración de rizoides de hongos. La importancia de los organismos fúngicos en el paleoecosistema ha quedado registrada en las asociaciones palinológicas mediante la presencia de múltiples esporas y otras estructuras posiblemente reproductoras (Lám. 1).

Durante el transporte acuático hasta el medio de fosilización algunos palinomorfos también se vieron afectados por procesos de abrasión. Esta es una alteración tafonómica que consiste en un desgaste mecánico de los palinomorfos por impacto de partículas transportadas por el agua o el viento, o bien por el rozamiento de los propios palinomorfos entre sí. Los procesos abrasivos pueden afectar a la exina superficialmente, produciéndose adelgazamientos de la misma, de manera que los principales caracteres morfológicos continúan siendo reconocibles, o pueden llegar a degradar por completo el palinomorfo, desvirtuándose la ornamentación (Fig. 7.4) (Moore *et al.*, 1991). En ocasiones, la abrasión resulta difícil de diferenciar de las alteraciones producidas durante el tratamiento físico-químico de los sedimentos para la extracción de los microfósiles. Normalmente, un tratamiento agresivo producirá alteraciones uniformes en los conjuntos palinológicos y en la totalidad de la superficie del palinomorfo en cuestión, mientras que los procesos de abrasión no suelen afectar por igual a toda la superficie, ni a toda la asociación.

### 7.1.3 Enterramiento y preservación

Desde el momento en que los palinomorfos descienden en una hipotética columna de agua se comportan como partículas sedimentarias clásticas del tamaño del limo y, en menor medida, de la arcilla. Su peso específico es menor que el de cualquier partícula mineral, por lo que se hunden a menor velocidad que estas (Martín-Closas & Gomez, 2004; Traverse, 2007). Una vez que fueron depositados en los fondos, la probabilidad de que fueran



conservados dependió de su potencial de preservación o conservabilidad. Esta es una propiedad relativa del grupo taxonómico al que pertenecen, ya que depende tanto de su propia naturaleza como del medio en el que se encuentran (Fernández López, 2000). El potencial de preservación de la mayoría de palinomorfos es elevado en ambientes anaerobios, ácidos, reductores y de baja energía (Traverse, 2007). Sin embargo, este varía notablemente dependiendo de cada especie, lo cual tiene un efecto sobre la representación de los mismos en las tanatocenosis.

La esporopolenina es la molécula responsable de la preservación de las miosporas y, por tanto, el contenido en esporopolenina de la exina es uno de los principales factores que determina el potencial de preservación de cada especie. Cuanto mayor sea este, mayor será su conservabilidad. Así, se ha demostrado que los granos de polen de *Populus*, *Juncus* y de la familia Lauraceae, así como las esporas de *Equisetum* tienen una reducida capacidad de conservación debido al bajo contenido en esporopolenina que presenta su esporodermis (Traverse, 2007). De hecho, la acetólisis de los granos de los taxones citados conduce a su degradación casi completa. Por esta razón, raramente se encuentran en las preparaciones paleopalinológicas y, cuando esto ocurre, su identificación debe ser tomada con cautela. La forma más habitual de inferir su presencia en las paleofloras es mediante la identificación de macrorrestos. Concretamente, en As Pontes se recogieron restos foliares de lauráceas de los géneros *Daphnogene* y *Laurophyllum* (López-Martínez *et al.*, 1993) que nos permiten deducir que la ausencia de granos de polen de la familia Lauraceae responde a un problema de índole tafonómica.

Un sesgo por preservación diferencial se ha inferido en la unidad de lignitos K, en la parte basal de la sucesión (niveles correspondientes al Rupeliense) (Fig. 6.15). En esta unidad, cuatro de las cinco muestras estudiadas (K-1, K-2, K-3 y K-5) contienen elevadas proporciones de *Botryococcus*, presentando un contenido insignificante de miosporas, mientras que la restante (K-4), aunque también muestra altos valores de *Botryococcus*, presenta un contenido palinológico escaso (Tabla 6.1).

Esta alga muestra preferencia por aguas someras y climas con bajas precipitaciones (Guy-Ohlson, 1992; Batten & Grenfell, 1996a). Anderson & Kirkland (1969) señalaron la mayor capacidad de conservación de *Botryococcus* respecto a las miosporas para explicar su predominancia en ciertos sedimentos lacustres que se habían visto afectados por fenómenos de evaporación. También Lenz *et al.* (2011) asociaron el incremento de *Botryococcus* en la

parte superior de una sección del Luteciense (Eoceno Medio) de la mina de Messel (Alemania), con condiciones de mayor sequedad y evaporación. Por otra parte, Campbell & Campbell (1994), mediante un experimento de laboratorio, mostraron que varios ciclos de desecación e hidratación son capaces de degradar seriamente los conjuntos palinológicos, especialmente en condiciones dulciacuícolas. Así, la mayor conservabilidad de *Botryococcus* posiblemente explica la presencia de grandes cantidades de este taxón en los niveles de la secuencia de lignito-terrágenos K. Variaciones en el nivel de agua de un ambiente lacustre en formación, ya sea por cambios de subsidencia o de drenaje de la cuenca, podrían haber conducido a la exposición aérea de los sedimentos y a la erosión de los mismos. La preferencia de *Botryococcus* por los medios alcalinos ha sido señalada por algunos autores (Zippi, 1998). En este sentido, es destacable el hecho de que el nivel K-1 es, junto a DC-4, el único en el que se ha puesto de manifiesto la presencia de carbonatos mediante reacción con el ácido clorhídrico (Tabla 6.1).

Cabe mencionar en este apartado la posibilidad de que después de haber sido depositados, parte de los conjuntos palinológicos de As Pontes se haya visto afectada por procesos de resedimentación. Este hecho no podemos probarlo, pero la presencia conjunta de diferentes tafocenosis que representan distintos tipos de vegetación apunta en esta dirección. Como se describirá en detalle más adelante, podemos reconocer tafocenosis características de zonas pantanosas, de zonas encharcadas someras y de turberas en los mismos conjuntos palinológicos. Las variaciones de los porcentajes de cada una de estas en las asociaciones indican repetidos cambios en el nivel del agua y eventos relativamente rápidos de inundación que sugieren que estos palinomorfos pudieron sedimentar en un medio y posteriormente ser resedimentados en otro diferente.

Del mismo modo, en los materiales clásticos (arcillosos) representativos de una mayor energía de sedimentación, en los que los porcentajes de *Cupressacites* spp. son más elevados (Fig. 7.3), se observa un aumento simultáneo de algunos taxones característicos de la vegetación regional como *Olaxipollis matthesii*, *Oleoidearumpollenites reticulatus*, *Platycaryapollenites* spp. y *Sapotaceoidaepollenites* spp., entre otros (Tabla 7.1), que seguramente fueron transportados por las mismas corrientes de agua que arrastraron las partículas clásticas hasta la zona de fosilización, constituyendo otro ejemplo de resedimentación.

#### 7.1.4 Ambiente sedimentario

El ambiente sedimentario en el cual un conjunto palinológico es depositado y enterrado ejerce una importante influencia sobre la probabilidad de que sea preservado. Así, el potencial de fosilización se puede definir como la capacidad relativa de un ambiente particular para conservar evidencias de un grupo taxonómico concreto (Fernández López, 2000). A veces, la composición y dinámica de una palinoflora puede depender más del ambiente de sedimentación que de la propia producción biológica. Un ejemplo clásico es el llamado efecto Neves (Chaloner & Muir, 1968). Este fue descrito en sedimentos marinos del Carbonífero en los que la gran abundancia del polen bisacado no reflejaba una dominancia en la paleovegetación de las plantas que lo producían en la cercana línea de costa, sino que explicaba el hecho de haberse depositado en zonas alejadas del litoral. En este tipo de ambientes, los granos bisacados dominaban porcentualmente debido a su mayor capacidad de dispersión a largas distancias, principalmente por medio del viento, frente al resto de palinomorfos producidos en medios continentales. Por su parte, en sedimentos depositados más cerca del continente el valor numérico absoluto de los granos de polen bisacados fue similar, pero porcentualmente menor que en los de zonas alejadas de la costa, debido a la importante presencia de otros taxones que poseían una menor capacidad de dispersión y no llegaban al mar abierto. Teniendo en cuenta lo expuesto, el sesgo producido en los conjuntos palinológicos por el efecto Neves debe entenderse tanto desde el punto de vista de la dispersión diferencial de los taxones, como del tipo de ambiente sedimentario en el que son depositados.

Este tipo de procesos pudo haber tenido en As Pontes un efecto en los porcentajes de algunas especies de carácter regional y dispersión anemófila que aparecen en las tafocenosis, aunque su influencia es difícil de evaluar. Es un hecho que especies como *Pinuspollenites* spp., *Buxapollis buxoides*, *Oleoidearumpollenites reticulatus*, *Tricolporopollenites indeterminatus*, *T. crassiexinus* y otras (Tabla 7.1), presentan una elevada correlación con *Cupressacites* spp., lo cual indica que fueron más abundantes en los periodos de expansión lacustre. Esto podría conducir a pensar que su carácter anemófilo pudo haber favorecido su mejor representación en estos periodos. Sin embargo, durante las fases de aumento del nivel del lago, que corresponden con los niveles arcillosos, se produjo un aporte importante de materiales clásticos acompañado de transporte acuático de palinomorfos de origen extra-local y regional. Por lo tanto, resulta complicado saber si el aumento de ciertas especies en estas fases se debió al transporte hídrico o aéreo. En cualquier caso, dado el pequeño tamaño

de la Cuenca de As Pontes, es esperable que, si el efecto Neves tuvo alguna influencia en la sobrerrepresentación de algunas especies, esta fue muy limitada.

Otras especies como *Tricolporopollenites villensis*, *Caryapollenites simplex* y *Cupuliferoipollenites oviformis* experimentaron simultáneamente un llamativo aumento durante CHI. Al tratarse de especies anemófilas de carácter regional, el efecto Neves pudo haber contribuido a una cierta sobrerrepresentación en zonas lacustres relativamente abiertas en las que el polen de, por ejemplo, *Cyrillaceaepollenites*, de dispersión entomófila, debió tener más difícil alcance. Sin embargo, la correlación de estas especies con *Cupressacites* spp., si bien es positiva, no es significativa (Tabla 7.1), lo cual nos inclina a pensar que sus incrementos se debieron a un aumento real de su importancia en la paleovegetación.

#### *Relación de la composición de las palinofloras con el tipo de sedimento*

Uno de los aspectos más destacables de los conjuntos palinológicos de As Pontes es que su composición se encuentra estrechamente relacionada con el tipo de sedimento que los contiene. De manera simplificada, las arcillas o lutitas contienen mayores porcentajes de *Cupressacites* spp. mientras que los lignitos presentan elevados porcentajes de *Cyrillaceaepollenites* spp., especialmente en la mitad inferior de la sucesión (Fig. 7.3). La preservación de los palinomorfos en ambos tipos de sedimentos es similar, no habiéndose observado diferencias en color, tamaño o estado de conservación.

Según lo expuesto anteriormente, las especies que muestran una alta correlación con *Cupressacites* spp. pueden indicar lo siguiente:

1. Eran integrantes de la vegetación acuática o higrófitas local en la que la conífera productora de *Cupressacites* spp. fue el elemento arbóreo dominante.
2. Formaron parte de la vegetación regional y aumentan sus porcentajes al mismo tiempo que *Cupressacites* spp. porque fueron arrastrados por las corrientes de agua que transportaron los sedimentos clásticos en los que *Cupressacites* spp. se depositó.

La mayor parte de los taxones de la Tabla 7.1 muestran una correlación positiva con *Cupressacites* spp. y negativa con *Cyrillaceaepollenites* spp. que hemos interpretado como indicativa del origen alóctono de los mismos, ya que sus requerimientos ecológicos no

fueron los más adecuados para su desarrollo en un medio inundado total o parcialmente. En cambio, los taxones de la Tabla 7.2 representan claramente la flora local. En concreto, los que muestran una alta correlación con *Cupressacites* spp. (*Aglaoreidia pristina*, *Chenopodipollis* spp., *Graminidites* spp., *Inaperturopollenites* spp., *Nymphaeapollenites* spp., y *Orapollis potsdamensis*) son representativos de la flora acuática local. El análisis de correlación nos permite hipotetizar sobre la procedencia de otros elementos de la paleovegetación, como *Eucommiapollis* spp., *Reevesiapollis* spp., *Symplocoipollenites* spp. y *T. edmundi*. Estas especies se encuentran correlacionadas de manera ligeramente positiva con *Cyrillaceaepollenites*, lo cual es indicativo de una posible para-autoctonía en los periodos en los que el nivel de agua era menor.

Taxón	Correlación con <i>Cupressacites</i>	Correlación con <i>Cyrillaceaepollenites</i>
<i>Buxapollis buxoides</i>	0,238*	-0,135
<i>Caryapollenites simplex</i>	0,041	-0,205*
<i>Cupuliferoipollenites oviformis</i>	0,170	-0,286**
<i>Eucommiapollis</i> spp.	0,016	0,051
<i>Momipites</i> spp.	0,081	-0,342**
<i>Myrtaceidites</i> aff. <i>Parvus</i>	0,149	-0,030
<i>Nyssapollenites</i> spp.	0,117	-0,240
<i>Olaxipollis matthesii</i>	0,253*	-0,117
<i>Oleoidearumpollenites reticulatus</i>	0,444**	-0,159
<i>Pinuspollenites</i> spp.	0,230*	-0,385**
<i>Platanipollis ipelensis</i>	0,224*	-0,172
<i>Platycaryapollenites</i> spp.	0,301**	-0,125
<i>Plicatopollis hungaricus</i>	0,065	-0,190
<i>Reevesiapollis</i> spp.	-0,109	0,118
<i>Rhuspollenites striaticus</i>	-0,220*	0,230
<i>Symplocoipollenites</i> spp.	-0,071	0,027
<i>Sapotaceoideaepollenites</i> spp.	0,323**	-0,610
<i>Slovakipollis</i> spp.	0,648**	-0,188
<i>Tricolporopollenites crassiexinus</i>	0,353**	-0,124
<i>Tricolporopollenites dolium</i>	0,112	-0,176
<i>Tricolporopollenites edmundi</i>	0,076	0,129
<i>Tricolporopollenites indeterminatus</i>	0,327**	-0,223*
<i>Tricolporopollenites villensis</i>	0,142	-0,213*
<i>Ulmipollenites</i> spp.	0,265**	-0,258

Tabla 7.1: Coeficientes de correlación de Pearson de varias especies con carácter extra-local o regional respecto a *Cupressacites* spp. y *Cyrillaceaepollenites* spp., los dos principales integrantes de la flora local. Se representan únicamente las que se encuentran presentes a lo largo de toda o gran parte de la sucesión. \*, la correlación es significativa al nivel 0,05; \*\*, la correlación es significativa al nivel 0,01.

<b>Taxón</b>	<b>Correlación con <i>Cupressacites</i></b>	<b>Correlación con <i>Cyrillaceaepollenites</i></b>
<i>Aglaoreidia pristina</i>	0,281**	-0,124
<i>Chenopodipollis</i> spp.	0,412**	-0,880
<i>Emmapollis major</i>	0,329**	-0,900
<i>Graminidites</i> spp.	0,622**	-0,316**
<i>Inaperturopollenites</i> spp.	0,340**	-0,201*
<i>Nymphaeapollenites</i> spp.	0,306**	-0,302**
<i>Orapollis potsdamensis</i>	0,564**	-0,168

Tabla 7.2: Coeficientes de correlación de Pearson de varias especies con carácter local que se encuentran presentes en gran parte de la sucesión respecto a *Cupressacites* spp. y *Cyrillaceaepollenites* spp. \*, la correlación es significativa al nivel 0,05; \*\*, la correlación es significativa al nivel 0,01.

El ambiente de sedimentación puede producir un sesgo tafonómico adicional que afecta a la composición de las palinofloras. Como se ha mencionado anteriormente, los sedimentos acumulados en medios turbosos o pantanosos, suelen contener conjuntos palinológicos que reflejan en gran medida la vegetación local (Nichols, 1995; Traverse, 2007). En tales ambientes, los elementos paleotropicales perennifolios suelen ser dominantes debido a que representan una adaptación a medios palustres, habitualmente ácidos y oligotróficos (Mosbrugger, 1999). En este caso, el tipo de ambiente sedimentario podría producir un sesgo la hora de llevar a cabo interpretaciones paleoecológicas encaminadas a obtener una imagen de la paleovegetación regional o reconstrucciones paleoclimáticas.

#### *Relación del contenido palinológico y el tipo de sedimento*

Diversos autores han señalado que el contenido palinológico es notablemente inferior en sedimentos arenosos que en los de grano más fino (Barrón, 1996; Barrón & Comas-Rengifo, 2007; Traverse, 2007; Carrión *et al.*, 2009). Este hecho suele relacionarse con procesos de oxidación e intenso lavado de los sedimentos depositados en ambientes de alta energía, así como abrasiones producidas por los granos de arena, todos ellos factores que no favorecen la preservación de los palinomorfos. Una explicación alternativa o complementaria es que un aumento de la tasa de sedimentación debido a un incremento del aporte de sedimentos siliciclásticos puede resultar en una disminución del contenido palinológico sin necesidad de que haya destrucción de palinomorfos (Van der Knaap, 2009; Giesecke *et al.*, 2012).

Para averiguar si existe una relación de dependencia estadísticamente significativa entre el contenido palinológico de las muestras y el de materia mineral, hemos empleado el test U de Mann-Whitney de correlación no paramétrica (ver subapartado 3.7.2). Tomando la intensidad de la reacción de los sedimentos frente al HF como indicador indirecto del contenido mineral, hemos llevado a cabo las hipótesis alternativa y nula para realizar el análisis estadístico. La hipótesis nula señala que no existe una relación estadísticamente significativa entre los valores de contenido palinológico y los de contenido mineral en las muestras estudiadas. El test nos ha proporcionado un nivel de “p” inferior a 0,05 (Tabla 7.3), lo cual nos permite rechazar la hipótesis nula elaborada y, por tanto, afirmar que existe una relación estadísticamente significativa entre los contenidos palinológicos y minerales de los sedimentos de la Cuenca de As Pontes.

### Prueba de Mann-Whitney

Rangos				
	contenido_mineral	N	Rango promedio	Suma de rangos
contenido_palinológico	0	75	61,31	4598,50
	1	32	36,86	1179,50
	Total	107		

Estadísticos de prueba <sup>a</sup>	
	contenido_palinológico
U de Mann-Whitney	651,500
W de Wilcoxon	1179,500
Z	-3,732
Sig. asintótica (bilateral)	0,000

a. Variable de agrupación: contenido\_mineral

Tabla 7.3: Resultados generados por el programa *SPSS* al analizar la relación estadísticamente significativa entre el contenido mineral y el palinológico.

Este resultado es explicable desde un punto de vista sedimentológico. Si en un ambiente de tipo turbera en el cual se está depositando principalmente materia orgánica, se produce un aumento del aporte de materia mineral, la tasa de sedimentación puede aumentar rápidamente y, desde el punto de vista de la concentración palinológica, la consecuencia es que los palinomorfos constituirán una proporción menor del sedimento, aunque su producción se mantenga constante. Este tipo de fenómeno se manifiesta de manera

relativamente clara en la secuencia  $\beta$  de lignito-terrágenos. Por ejemplo, el nivel  $\beta$ -3, que parece representar un medio de alta energía con alto contenido mineral y porcentajes elevados de polen bisacado, tiene un contenido palinológico menor que los subsiguientes  $\beta$ -4 y  $\beta$ -5, indicativos de medios de turbera dominados por *Cyrillaceaepollenites* spp. y *Myricipites* spp. En  $\beta$ -6, de nuevo una muestra con mayor contenido mineral en la que se registra un ligero aumento de *Inaperturopollenites* spp. y esporas de algas, el contenido palinológico se reduce de manera significativa. Por encima, en  $\beta$ -7, la concentración palinológica vuelve a aumentar coincidiendo con un medio de bajo contenido mineral y expansión de las turberas. Por su parte, en  $\beta$ -8 y  $\beta$ -9, a pesar de presentar altos porcentajes de *Cyrillaceaepollenites* spp., el incremento en material clástico supuso una reducción de la concentración polínica, representando una fase de expansión lacustre, como indica el aumento de esporas de algas (ciclo 15 de la figura 8.6). Fenómenos de este tipo explicarían de manera general los reducidos valores de contenido palinológico en la parte superior de la sucesión (por encima de la unidad de terrígenos A- $\alpha$ ), en los que la sedimentación clástica fue progresivamente dominante.

## 7.2 Aspectos fosildiagenéticos

Los procesos fosildiagenéticos se producen dentro de la litosfera y tienden al equilibrio físico y químico entre el resto fósil y el ambiente mineral (Martín-Closas & Gomez, 2004). Durante esta fase, la compactación de los sedimentos por superposición de nuevos materiales produce condiciones crecientes de presión y calentamiento. Así, los sedimentos turbosos o con alto contenido en materia orgánica, como los que dieron lugar a las lutitas y lignitos de As Pontes, pueden evolucionar desde turba a antracita, a medida que las condiciones de presión y temperatura aumentan durante el proceso de carbonificación, en el que se produce la pérdida de hidrógeno y oxígeno en la materia orgánica depositada (Traverse, 2007). A pesar de que la exina de los palinomorfos es extremadamente resistente, no es inmune a este proceso y su coloración varía dependiendo del grado de madurez térmica de los sedimentos.

En las asociaciones estudiadas, la coloración de los palinomorfos muestra un patrón homogéneo que se encuentra en el rango del amarillo al marrón amarillento, lo cual, de acuerdo con la escala colorimétrica térmica de las miosporas propuesta por Traverse (2007), indica un grado de maduración medio-bajo (Fig. 7.4). Según este mismo autor, esto permitiría clasificar los sedimentos de As Pontes en el rango del lignito al carbón bituminoso

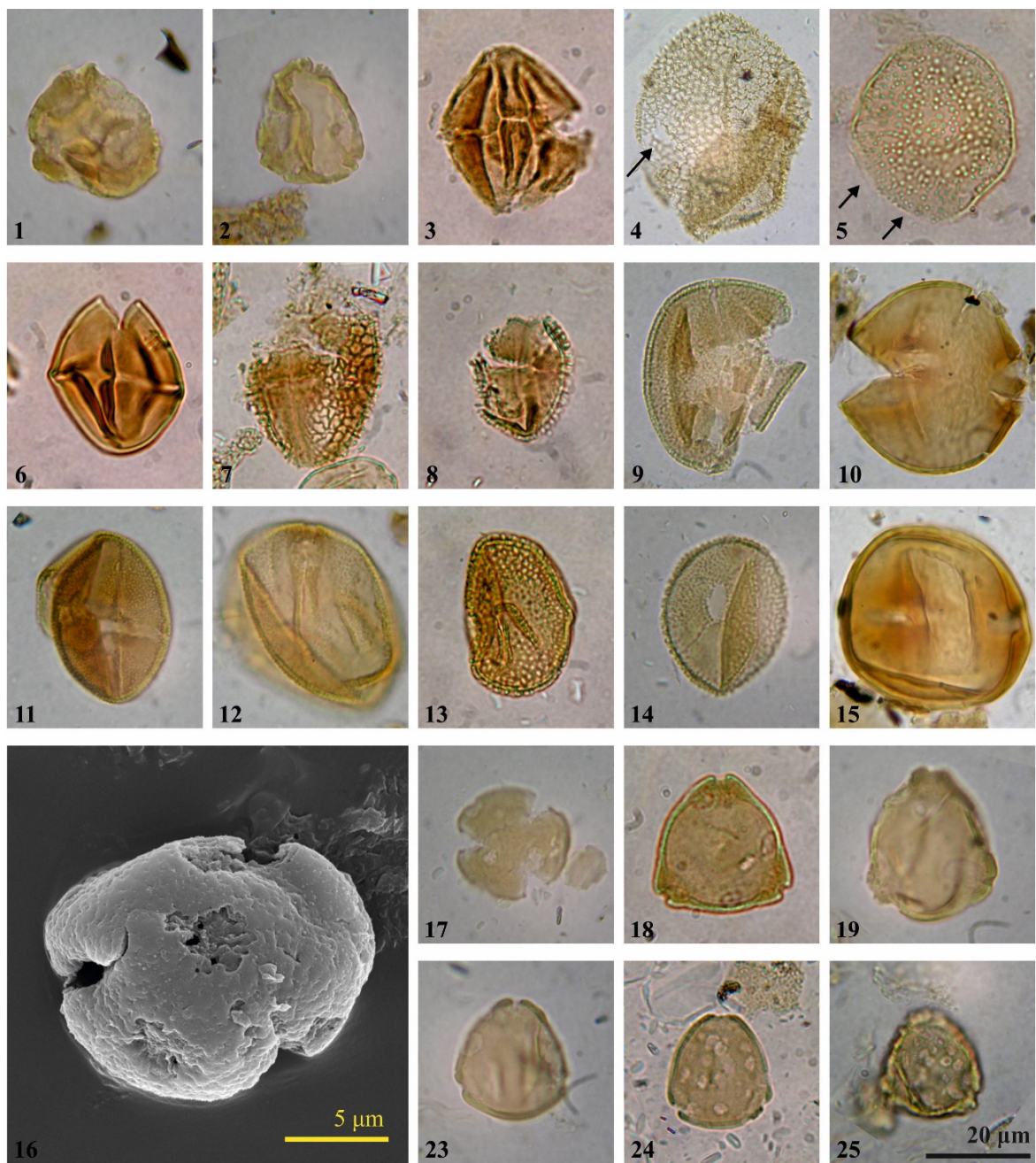



C con alto contenido en volátiles. Esto supone un grado de madurez ligeramente superior al indicado por los geólogos de ENDESA S.A., que consideraron que los carbones de As Pontes se encontraban en el rango del lignito al subbituminoso de menor madurez (Aréchaga *et al.*, 2011). Batten (1981) argumentó que los métodos oxidativos empleados en los tratamientos palinológicos de laboratorio a menudo producen cambios de color en los palinomorfos, tornándolos más transparentes y haciendo que pierdan viveza, pero estos no son significativos para invalidar su uso como indicadores de madurez térmica.

Las distorsiones son alteraciones tafonómicas que comprenden cualquier cambio de tamaño, forma, estructura y/o textura de un fósil debido a la actuación de algún esfuerzo mecánico (Fernández López, 2000). En realidad, se podría afirmar que la totalidad de los palinomorfos encontrados en cualquier asociación fósil ha experimentado un cierto grado de distorsión, ya que durante la compactación de los sedimentos se ven sometidos a presiones que les hacen perder su tridimensionalidad para pasar a ser prácticamente planos, además de reducir su tamaño original en hasta un 10% (Faegri & Iversen, 1989; Batten, 1991).

Los casos más comunes de distorsión o deformación en los palinomorfos de las asociaciones estudiadas son pliegues, arrugas y fracturas (Fig. 7.4). Algunos taxones tienen tendencia a fracturarse en un lugar y de una manera determinada, llegando incluso a ser la fractura un carácter diagnóstico del taxón, como en el caso de algunas especies de *Cupressacites* e *Inaperturopollenites*. La mayor parte de casos de distorsión reconocidos no impide la correcta identificación de los especímenes.

↓ Figura 7.4: Maduración térmica de palinomorfos con diferentes tipos de alteraciones tafonómicas. La escala colorimétrica de las miosporas se ha extraído de Traverse (2007). 1-5: degradación por desgaste mecánico (abrasión). Las flechas indican las zonas de la exina degradadas; 6-15: palinomorfos afectados por procesión de distorsión (6-10 granos de polen fracturados; 11-15: granos de polen plegados); 16-25: palinomorfos con patrones típicos en la exina causados por degradación biológica. 1-2, 18, 19: *Myricipites*; 3, 6: *Cornaceaepollis*; 4: *Punctilongisulcites* sp. 1; 5: *Nymphaeapollenites*; 7-8: *Rutacearumpollenites*; 9: miospora indet.; 10, 15: *Sapotaceoidaepollenites*? sp. 1; 11: *Scabratricolporites sapiimimus*; 12: *Nyssapollenites*; 13: *Araliaceopoll. reticuloides*; 14: *Sparganiaceapoll.*; 16-17: *Cyrillaceapoll.*; 23-25: *Momipites*.



Color de las miosporas								
Madurez térmica	Inmaduro				Maduro (generación de petróleo líquido)		Generación de gas o ausencia de preservación	
Rango de carbón	Turba	Lignito	Subbitu- minoso	Bituminoso alto en volátiles (C, B, A)		Bituminoso medio en vol.	Bitum. bajo vol.	Antracita

### 7.2.1 Reelaboración

La reelaboración de entidades tafonómicas implica un proceso de desenterramiento y desplazamiento de las mismas. En las asociaciones palinológicas de As Pontes tan solo algunos palinomorfos aislados han sido interpretados como reelaborados. De este modo, se han detectado dos tipos de reelaboración dependiendo del área fuente o procedencia de las mismas:

- A partir de sedimentos exógenos a la cuenca.
- A partir del propio relleno de la cuenca.

#### *Reelaboraciones a partir de sedimentos alóctonos*

Las especies *Interporopollenites elector* e *Interpollis* cf. *supplingensis* han sido consideradas reelaboraciones por diversas razones. En primer lugar, aparecen representadas por especímenes únicos en niveles no basales de la sucesión. En segundo lugar, estas especies han sido únicamente documentadas en materiales de edad Maastrichtiense-Ypresiense, la cual ni se solapa ni se aproxima a la de As Pontes. En tercer lugar, en el caso de *I.* cf. *supplingensis*, se ha encontrado en la base del paquete de terrígenos A- $\alpha$ , lo cual sugiere una sedimentación de alta energía que supuso una mayor probabilidad de transportar materiales alóctonos. Es probable que el espécimen de *Basopollis periodus* también sea reelaborado, aunque en este caso su presencia en el nivel basal L-3, y el hecho de haberse descrito originalmente en sedimentos de edad próxima a los de As Pontes (Priaboniense de Alemania), no permiten una interpretación tan clara como en el caso de las especies anteriores. Es destacable el hecho de que ninguno de los granos considerados reelaborados presente una tonalidad claramente diferente de la del conjunto en el que han sido identificados.

La aparición de *I. elector* e *I.* cf. *supplingensis* sugiere la presencia de sedimentos maastrichtienses, paleocenos o eocenos en las proximidades de As Pontes. Sin embargo, Barsó *et al.* (2003) afirmaron que las áreas fuente suministradoras de sedimento a la cuenca fueron de pequeñas dimensiones y se localizaron sobre las rocas Precámbricas y Paleozoicas que constituían el orógeno Hercínico. A partir de un estudio de las asociaciones de minerales pesados de As Pontes no detectaron ningún tipo de contribución procedente de estratos mesozoicos o cenozoicos. Por lo tanto, dado que no se han reconocido materiales de esta

edad en las inmediaciones, podemos hipotetizar que existieron en algún momento y fueron erosionados. En cualquier caso, teniendo en cuenta el ínfimo porcentaje que representan las especies anteriormente mencionadas, es de suponer que, en el caso de existir, los sedimentos del Maastrichtiense-Ypresiense no constituyeron un área fuente de importancia en la colmatación de la cuenca.

#### *Reelaboraciones a partir de sedimentos de la propia cuenca*

Este tipo de reelaboraciones son más difíciles de detectar que las procedentes de materiales alóctonos y suelen pasar desapercibidas en los conjuntos palinológicos. Las reelaboraciones a partir de sedimentos de la propia cuenca son muy comunes, aunque a menudo no se dispone de datos independientes que permitan detectarlas. Por ejemplo, dada la gran cantidad de granos de *Cyrtolaccapollenites* spp. que aparecen en la base de la sucesión, es posible que parte de ellos hayan sido reelaborados en los sedimentos topológicamente superiores. En estos, este taxón también se encuentra presente *in situ*, por lo cual resulta imposible distinguir los especímenes reelaborados de los producidos en el momento de formación del estrato. Tan solo en los casos en los que un taxón aparece fuera de su rango estratigráfico conocido o más probable, estas reelaboraciones son reconocibles.

En las asociaciones de As Pontes esto ocurre en el caso de los ejemplares de *Polycopites helmstedtensis* y *Tricolporopollenites vancampoe*, identificados en los niveles  $\beta$ - $\gamma$  y  $\epsilon$ -1, respectivamente. Estas especies han sido encontradas en niveles adyacentes en la mitad inferior de la sucesión y, sin embargo, aparecen en muestras individuales en una posición claramente alejada de su rango estratigráfico (Figs. 6.7 y 6.8). Por la misma razón, es probable que la presencia de *Triporopollenites robustus* en A-3 y  $\beta$ -7 también sea el resultado de un proceso de reelaboración. Estas reelaboraciones indican que, aunque la sedimentación en la cuenca se mantuvo prácticamente sin interrupciones, tal y como se ha explicado en el apartado de contexto geológico, algunos materiales debieron experimentar una ligera erosión, siendo transportados a zonas adyacentes.



## 8. Paleovegetación y paleoambientes de la Cuenca de As Pontes

### 8.1 Aspectos generales

La notable diversidad de los conjuntos palinológicos y la resolución temporal proporcionada por el muestreo llevado a cabo en As Pontes, aportan una gran cantidad de información paleobotánica con la cual podemos aproximarnos a la vegetación que se desarrolló en la cuenca y la manera en la que evolucionó durante el intervalo temporal registrado. En primer lugar, podemos confirmar que el tipo de cobertura vegetal de la zona fue eminentemente forestal, como se desprende de la agrupación de especies según su hábito (Apéndice 2). Tan solo en momentos puntuales, representados en siete niveles de los 107 de la sucesión, los porcentajes de elementos herbáceos superan el 50% de la asociación, reflejando un mayor grado de apertura del medio (Fig. 8.1).

Los principales taxones producidos por plantas con un hábito arbustivo han sido *Cyrillaceapollenites* (*Cyrilla*) y *Myricipites* (*Myrica*). Estos debieron formar parte de una densa cubierta vegetal. En cuanto al tipo foliar que caracterizó la vegetación de la cuenca, podemos inferir que fue mayoritariamente perennifolio (*evergreen broad-leaved*) (Apéndice 2). A este respecto, tanto *Cyrilla* como *Myrica* tienen esencialmente este tipo de hoja, aunque actualmente poseen algunas especies caducifolias (Kovar-Eder & Kvaček, 2007; *eFloras*, 2016).

La dominancia de este tipo foliar se mantuvo más o menos constante durante todo el lapso de tiempo abarcado por la sucesión (Fig. 8.1). A excepción de las coníferas, los taxones perennifolios identificados presentaron hojas anchas. Actualmente, este tipo de láminas predomina en zonas tropicales con abundantes precipitaciones durante todo el año y temperaturas estables (Givnish, 2002). Así pues, sin necesidad de un análisis en mayor profundidad, lo expuesto hasta ahora nos aporta la idea de un clima cálido y sin grandes variaciones estacionales. A una conclusión similar se puede llegar tras interpretar la geoflora en la que se originaron los taxones identificados. Entre el 40% y el 90% del contenido palinológico de todos los niveles fue producido por taxones que, de acuerdo al consenso general, formaron parte de la Geoflora Paleotropical (Mai, 1991, 1995; Bozukov *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010b; Postigo-Mijarra *et al.*, 2010; Grímsson *et al.*, 2015). La importancia porcentual de los taxones de origen arctoterciario varía entre 0,6% y 18,1% en toda la sucesión, siendo en el 92% de los niveles menor del 10%.

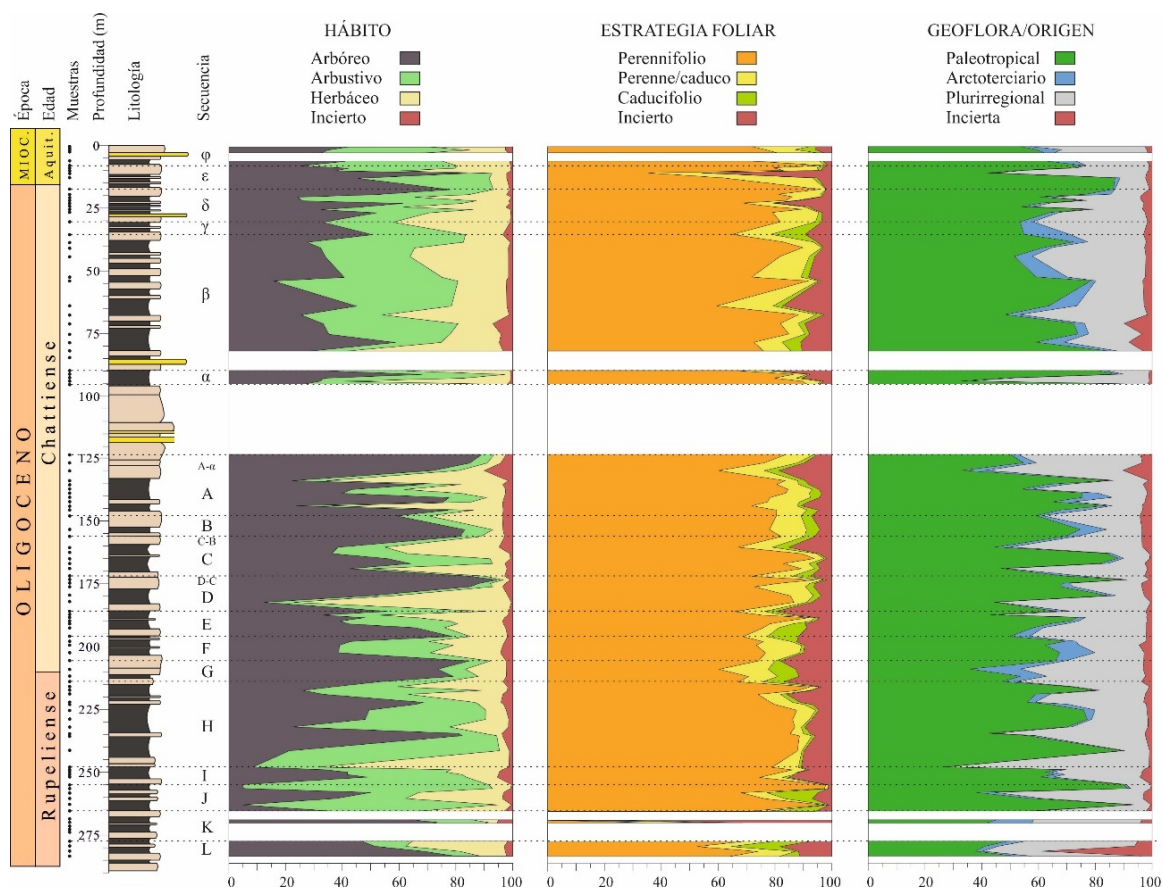


Figura 8.1: Proporciones de los distintos grupos de taxones identificados de acuerdo a su hábito, a su estrategia foliar y su origen. En el Apéndice 2 se muestra un listado taxonómico completo en el que se indica el tipo de hábito, el tipo de hoja y el origen de cada una de las especies reconocidas, cuando estos son conocidos.

## 8.2 Tipos de vegetación

A continuación, se describen los principales tipos de vegetación que se desarrollaron en la Cuenca de As Pontes. Las transiciones entre estos ecosistemas debieron ser graduales, adquiriendo una estructura a modo de mosaico, por lo que con toda seguridad algunos de sus componentes formaron parte de varios de ellos:

1. Formaciones azonales asociadas a la zona lacustre/palustre que prosperaron en la zona topográficamente más baja de la cuenca:
  - 1a. Vegetación arbórea determinada por coníferas de la familia Cupressaceae (subfamilia Taxodioideae) que poblaba un medio pantanoso en el que también abundaron las comunidades acuáticas integradas principalmente por especies de Nymphaeaceae.



1b. Comunidades helofíticas abiertas tipo espadañales y carrizales dominadas por especies de las familias Cyperaceae, Typhaceae y Sparganiaceae sobre una zona encharcada, que podría secarse periódicamente.

1c. Vegetación arbustiva densa caracterizada por la abundancia de plantas de las familias Cyrillaceae y Myricaceae sobre suelos con elevada humedad.

2. Comunidades ribereñas asociadas a cauces fluviales integradas tanto por elementos paleotropicales como por arctoterciarios (por ejemplo, *Acer* y *Vitis*).
3. Agrupaciones arbóreas zonales con un sotobosque arbustivo, compuestas mayoritariamente por elementos paleotropicales de hoja ancha como Sapotaceae, Mastixiaceae, *Reevesia*, *Olax*, etc., ejerciendo polidominancia.
4. Vegetación arbórea, también zonal, característica de zonas de mayor elevación que las anteriores, dominada por diversas especies de fagáceas, juglandáceas y pináceas.

Los tres primeros tipos de vegetación (1a, 1b y 1c) se desarrollaron sobre humedales. Estos medios azonales tuvieron una gran importancia en As Pontes y sus distintas variaciones serán comentadas durante esta discusión, por lo que conviene que previamente aclaremos el uso que se hará de los términos empleados para referirnos a ellas.

Existen numerosas formas de clasificar humedales según criterios diferentes: geográficos, genético-geológicos, funcionales, hídricos, biológicos, etc. (Durán Valsero *et al.*, 2009). En esta discusión no nos ceñiremos estrictamente a ninguno de ellos, aunque tratándose de un estudio paleobotánico, el criterio seguido tendrá inevitablemente un carácter biológico, que tiene en cuenta el tipo de vegetación que se desarrolló sobre el humedal. El medio pantanoso o ciénaga (1a), se caracterizó por presentar una dominancia de la vegetación arbórea asociada a herbáceas acuáticas, en condiciones de largos periodos de inundación. Las zonas abiertas que podrían estar periódicamente encharcadas (1b), correspondieron a una vegetación que estuvo principalmente compuesta por helófitos herbáceos. El término marisma podría ser válido para referirse a medios estrictamente dulciacuícolas como el que se desarrolló en As Pontes, sin embargo, a menudo se asocia a humedales de agua salobre, por lo que preferimos utilizar este término con cautela. El análogo empleado en inglés sería *marsh*. En cuanto al medio descrito como una zona arbustiva sobre suelos húmedos (1c), correspondería a una turbera que estuvo ocasionalmente encharcada. Los depósitos turbosos son acumulaciones de detritos orgánicos que se originan en condiciones en las que la tasa de producción de materia orgánica por parte



de una comunidad vegetal excede la tasa combinada de descomposición microbiana y fúngica, consumo por parte de herbívoros y respiración vegetal (Moore *et al.*, 1991). Este tipo de ambientes suele estar mediado por suelos encharcados o con una gran humedad, en los que el oxígeno disuelto puede ser consumido durante la descomposición microbiana dando lugar a condiciones anaeróbicas, ácidas y a la reducción de la propia tasa de descomposición.

Así pues, los tres hábitats reconocidos se diferenciaron por el tipo de vegetación que albergaron, que a su vez dependió de la duración de los periodos de inundación y la profundidad de la lámina de agua, siendo el pantano el que presentó los periodos de anegamiento más prolongados y la mayor profundidad, seguido de la marisma. La zona de turbera estuvo encharcada durante espacios de tiempo comparativamente más cortos, y tuvo láminas de agua reducidas. Todos estos hábitats coincidieron en el tiempo y probablemente estuvieron fragmentados geográficamente formando una estructura compleja. Las variaciones en las abundancias de los taxones dominantes de las palinofloras se deben a cambios en la extensión de cada uno de ellos. Se desarrollaron en el fondo de la cuenca y tuvieron una enorme relevancia local, siendo la fracción de la palinoflora mejor representada en las tafocenosis, como se ha indicado en el apartado de aspectos tafonómicos.

La presencia de moluscos atribuidos a *Potamides* e *Hydrobia* en la secuencia de lignitos H de As Pontes llevó a algunos autores a sugerir una probable influencia marina en estos medios (Nonn, 1966; Macías-García *et al.*, 2007). El estudio geoquímico de los sedimentos de la cuenca confirmó una composición iónica similar a la del agua marina, pero esta fue explicada como el resultado de la presencia de aguas ricas en magnesio y otros solutos en algunos periodos con un balance hídrico negativo (Cabrera *et al.*, 1995; Sáez & Cabrera, 2002; Sáez *et al.*, 2003), descartando la conexión con el mar, de manera similar a lo inferido en otros sistemas lacustres oligocenos de la Península Ibérica como el de L'Anoia en la Cuenca del Ebro (Anadón, 1989; Anadón *et al.*, 1989). A este respecto, en las asociaciones palinológicas no aparece ningún taxón característico de medios marinos. Algunas cupresáceas como *Taxodium distichum*, ciertas especies de Cyperaceae y Typhaceae, así como el alga *Botryococcus* toleran ambientes oligohalinos (Batten & Grenfell, 1996b; Kennish, 2000; Kaplan *et al.*, 2007), pero estas plantas habitan igualmente aguas dulces. Además, la presencia de otras estrictamente dulciacuícolas en los mismos niveles como *Nymphaea*, *Nuphar*, *Sparganium*, *Alismataceae*, *Hydrocharitaceae*, *Cyrilla* y *Myrica* descarta la posibilidad de una influencia marina significativa.

### *Los medios pantanosos*

Los principales elementos arbóreos de los medios pantanosos fueron coníferas de la subfamilia Taxodioideae. La identificación de hasta cinco formas polínicas diferentes atribuibles a esta subfamilia (*Cupressacites bockwitzensis*, *C. insulipapillatus*, *Inaperturopollenites concedipites*, *I. dubius* y *I. verrupapillatus*) nos permite afirmar que coexistieron varias especies de la misma. Los palinomorfos del género *Inaperturopollenites* se identifican de forma usual y común en sedimentos cenozoicos, y se suelen relacionar con los géneros *Taxodium* y *Glyptostrobus* (Frederiksen, 1980; Stuchlik *et al.*, 2002; Akkiraz *et al.*, 2011; Grímsson & Zetter, 2011; Gaudant *et al.*, 2015). Por su parte, los de *Cupressacites* han sido vinculados con la subfamilia Cupressoideae debido a la ausencia de papila y a la presencia de *übisch bodies* en la exina (Stuchlik *et al.*, 2002). Actualmente, no hay representantes de esta última subfamilia que vivan en ambientes anegados. Sin embargo, considerando nuestros resultados podemos afirmar que, con una alta probabilidad, los granos de polen de *Cupressacites* spp. también debieron ser producidos por algún miembro de Taxodioideae que habitó zonas parcial o permanentemente encharcadas, como se deduce de su correlación positiva con *Inaperturopollenites* spp., *Nymphaeapollenites* spp., *Orapollis potsdamensis* y otros taxones acuáticos (Tabla 7.2). A este respecto, otros autores ya habían relacionado previamente a *Cupressacites* con coníferas taxodioides (Frederiksen, 1980; Larsson *et al.*, 2006; Jardine, 2011).

Algunas taxodiáceas crecen hoy en día en suelos inundados durante gran parte del año. El ciprés chino (*Glyptostrobus pensilis*) habita en el sudeste de China, donde puede soportar condiciones de hasta 6 m de profundidad. Por su parte, el ciprés calvo (*Taxodium distichium*) vive en zonas más someras, de hasta 1 m de profundidad, en los Everglades del sudeste de Norteamérica (Willard, 2001). Las semillas de *Taxodium* tienen la capacidad de permanecer en latencia bajo el agua hasta 30 meses. Para germinar, necesitan una alta humedad edáfica, pero sin saturación del suelo. En condiciones de excesiva humedad, la germinación puede producirse sobre musgo, turba o cieno, pero nunca bajo el agua. Por lo tanto, requiere una disminución estacional del nivel del agua durante 1-3 meses al año. Para sobrevivir, las plántulas deben crecer lo suficientemente rápido para mantener su aparato vegetativo sobre la planicie inundada cuando llega la época de crecimiento (Kaplan *et al.*, 2007).

Es probable que en el estrato arbóreo de las zonas pantanosas también se integraran otros taxones como *Nyssa*, alguna especie palustre de *Quercus* y, quizás, *Engelhardia*.

Esporádicamente, algunos elementos arctoterciarios como *Acer*, *Alnus* y *Carpinus* pudieron estar presentes. Durante el Rupeliense estos últimos géneros estuvieron prácticamente ausentes, pero acrecentaron su importancia a lo largo del Chattiense y Aquitaniense, como indican sus porcentajes y la mayor regularidad con la que han sido identificados hacia la parte superior de la sucesión (Figs. 6.3–6.13).

Sobre la superficie del agua de estos ecosistemas fue común la presencia de nenúfares de los géneros *Nymphaea* y *Nuphar*. Ambos requieren la existencia de zonas inundadas durante más de 9 meses al año, sin apenas sequedad estacional (Willard, 2001). Cirujano Bracamonte *et al.* (2014) indican que en España los nenúfares se desarrollan sobre láminas de agua dulce de hasta 5 m de profundidad. En As Pontes alcanzaron su máxima abundancia durante el Rupeliense y CHI. El registro palinológico indica que su importancia en las zonas pantanosas disminuyó en periodos más recientes, a pesar de que las cupresáceas aún mantuvieron una importante presencia. El paisaje de estos medios debió ser semejante al que se puede encontrar actualmente en los Everglades de Florida y Carolina del Norte (Fig. 8.2).

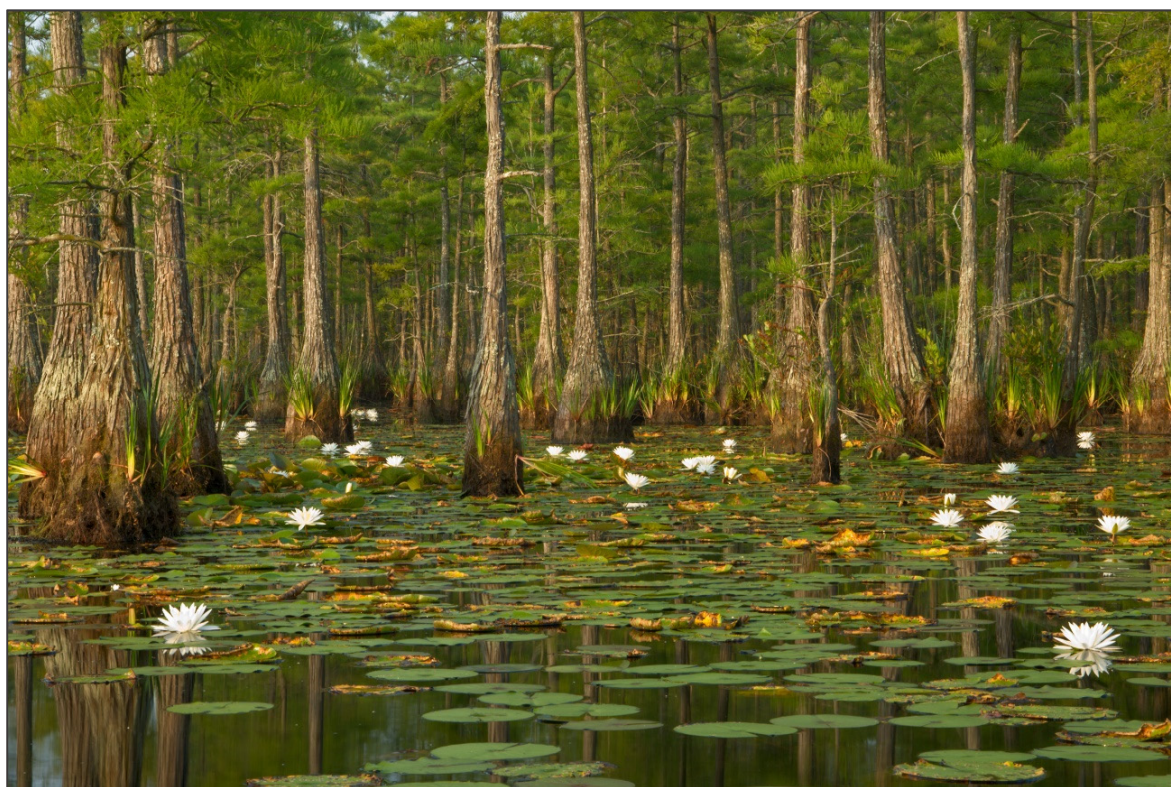


Figura 8.2: Pantanos dominados por ciprés calvo (*Taxodium distichum*) y nenúfares (*Nymphaea*) en Carolina del Norte (Estados Unidos). Fotografía cedida por Kevin Adams (©Kevin Adams).

Diversos taxones identificados, típicamente acuáticos, debieron contribuir a enriquecer la vegetación herbácea acuática de la cuenca, entre ellos Alismataceae, Hydrocharitaceae, *Potamogeton*, *Azolla* y, posiblemente, *Lemna*. Hoy en día, todas estas plantas completan su ciclo biológico cuando sus aparatos vegetativos y reproductivos se encuentran sumergidos o flotando en la superficie del agua. Los palinomorfos relacionados con las familias Poaceae y Amaranthaceae muestran una alta correlación con este tipo de vegetación (Tabla 7.2), aunque de acuerdo a su ecología, es posible que las especies de estas familias fueran más comunes en los espacios de transición hacia zonas más someras.

Asimismo, los diagramas palinológicos muestran que los picos de esporas de algas, incluyendo a las zignematáceas, se encuentran en los niveles en los que este tipo de vegetación está mejor representado. Willard (2001) indicó que la abundancia de esporas de algas verdes era máxima en las zonas más profundas de los humedales de Florida, en las que también abundaban los nenúfares. En el mismo sentido, varios estudios palinológicos también han relacionado los incrementos en los porcentajes de esporas de algas con aumentos en la lámina de agua de un medio lacustre (Utescher *et al.*, 2009b; Cook *et al.*, 2011). Además, la presencia de zygnematáceas confirma que la profundidad debió descender al menos durante un breve periodo, ya que estas criptógamas requieren fluctuaciones en el nivel hídrico para producir esporas durante el proceso de conjugación (Zippi, 1998; Chmura *et al.*, 2006; Worobiec, 2014a).

La vegetación de los medios pantanosos tuvo una gran relevancia en la cuenca durante el Rupeliense y CHI. A partir de CHS, después de la sedimentación de la unidad de terrígenos A- $\alpha$ , los medios pantanosos, si bien continuaron presentes, se vieron drásticamente afectados a consecuencia de la retracción del lago.

#### *Las comunidades helófitas*

Los helófitos se caracterizan por su capacidad para colonizar áreas anegadas someras, en las que completan su ciclo biológico manteniendo la mayor parte de su aparato vegetativo emergido (Cirujano Bracamonte *et al.*, 2014). En condiciones óptimas algunas de estas plantas pueden alcanzar los 3 m de altura (Willard, 2001). Estas prosperaron en los espacios abiertos sin cobertura arbórea, en los cuales encontraron condiciones adecuadas para su desarrollo debido a la escasa profundidad del agua y al carácter heliófilo de algunas de ellas (Fig. 8.3).





Figura 8.3: Aspecto general de una zona de marisma dominada por vegetación helofítica en Valencia (España).

A juzgar por las abundancias polínicas registradas, las comunidades helofíticas debieron estar dominadas o bien por especies de Cyperaceae, o por representantes de Typhaceae/Sparganiaceae. Obviamente, ambas debieron coexistir, pero son numerosos los niveles dominados únicamente por un único tipo de polen de las familias mencionadas. A partir de las asociaciones estudiadas se desprende que estas comunidades fueron las que presentaron una menor diversidad taxonómica. A pesar de ello, hemos identificado cinco especies relacionables con estas familias. También es probable que alguna de las especies de Poaceae y Amaranthaceae identificadas formaran parte de este tipo de vegetación, que representó un estado de transición entre el medio pantanoso y el de turbera.

Los altos porcentajes de taxones helofíticos en niveles de lignitos evidencian que estos ambientes inundados contribuyeron a la formación de turba. Sin embargo, no fueron los principales responsables de su producción, que primordialmente correspondió a los medios

dominados por plantas arbustivas. Apoyando esta idea, Nichols (1995) indicó el papel secundario de este tipo de vegetación herbácea para dar lugar a acumulaciones de turba en distintas cuencas paleógenas de Estados Unidos.

La flora helofítica tuvo importancia a lo largo de todo el intervalo de tiempo estudiado, aunque adquirió mayor relevancia en CHS y el Aquitaniense, periodos en los que la vegetación de las zonas pantanosas se vio notablemente mermada a consecuencia de la intensificación del drenaje de la cuenca, desencadenado por la actividad tectónica (ver subapartado 8.4.2).

#### *La vegetación de turbera*

Estas formaciones se caracterizaron por la abundancia de la vegetación arbustiva (Fig. 8.4). En concreto, los géneros *Cyrilla* y *Myrica* debieron dominar ampliamente estos espacios, que pudieron estar ocasionalmente encharcados, aunque durante periodos de tiempo breves y con escasa profundidad, ya que las especies con las que se encuentran asociados requieren una elevada humedad edáfica, pero no están adaptadas a largos periodos de inundación. Presentaron un sotobosque de gran diversidad. La correlación positiva de *Cyrilla* y *Myrica* con numerosos taxones de las asociaciones inferidas nos permite esbozar su composición, que varió dependiendo de cuál de los dos géneros ejerciera la dominancia. En cualquier caso, tuvieron en común la abundancia de briófitos y pteridófitos como *Lygodium*, *Selaginella*, *Sphagnum* y diferentes especies de las familias relacionadas con *Laevigatosporites* (Aspleniaceae, Blechnaceae, Davalliaceae, Polypodiaceae y Pteridaceae).

El sotobosque de las turberas de *Cyrilla* estuvo integrado por arbustos de los géneros *Symplocos*, *Cornus* y diversas especies de la familia Ericaceae, quizás relacionables con *Calluna*, *Daboecia* o *Vaccinium*, al igual que otras plantas de los géneros *Decodon* y *Lawsonia* (familia Lythraceae). Todos ellos llegaron a ser abundantes en momentos puntuales, como en la secuencia F de CHS. Las plantas que produjeron los granos de polen de los tipos *Pentapollenites* spp. y *Tricolporopollenites* cf. *boureaui* también debieron formar parte de estos ecosistemas. Entre los elementos arbóreos que acompañaron a *Cyrilla* cabe destacar a *Quercus* (*Quercoidites microhenrici*). Es posible que distintas especies de los géneros *Reevesia*, *Mastixia*, *Eucommia*, *Olax* y *Rhus* también jugaran un papel subordinado, aunque estos taxones presentan una correlación menor en el análisis estadístico (Tabla 7.1) y fueron más característicos de otras comunidades vegetales.



En las turberas de *Cyrilla* se dieron las mejores condiciones para la acumulación de turba. Los niveles con mayores porcentajes de granos de polen de este género se localizan en los principales paquetes de lignito, tanto es así que los picos de *Cyrillaceaepollenites* spp. en los diagramas porcentuales se corresponden precisamente con las principales unidades de lignito de la sucesión (Fig. 7.3).



Figura 8.4: Turbera cubierta por vegetación arbustiva con dominancia de *Myrica gale* en New Hampshire (Estados Unidos).

Los conjuntos palinológicos indican que en las turberas dominadas por *Myrica* también fueron comunes buena parte de los elementos del sotobosque mencionados anteriormente, como *Symplocos*. Pero, además, *Sambucus*, *Reevesia*, *Engelhardia*, *Acer*, *Calamus*, *Ilex*, *Rhus* y *Vitis* cobraron cierta importancia en estos medios. Los helechos que produjeron las esporas *Monoleiotriletes* y *Polypodiaceoisporites marxheimensis*, y las buxáceas productoras de *Pseudospinaepollis pseudospinosus* también abundaron en este tipo de comunidades.

Según nos sugiere el registro palinológico, las turberas dominadas por *Cyrilla* representaron una etapa inicial de las mismas, mientras que las dominadas por *Myrica* corresponden a una fase posterior. En estas últimas, la humedad edáfica fue menor, permitiendo que taxones con menores requerimientos hídricos pudieran introducirse en la vegetación. Estos nuevos componentes fueron a menudo arbóreos, lo que señala una tendencia de las turberas de As Pontes a consolidarse como zonas forestales.

Este tipo de vegetación tuvo una gran importancia a lo largo de todo el intervalo de tiempo estudiado, variando su importancia en relación a la helofítica y la de pantanos. Las turberas dominadas por *Cyrilla* alcanzaron su máxima extensión durante varios momentos del Rupeliense y CHI, en los que se depositaron los paquetes de lignito más potentes. Por su parte, las de *Myrica* aumentaron su importancia durante CHS y el Aquitaniense, como reflejan sus elevados porcentajes en la mitad superior de la sucesión, por ejemplo, en los paquetes  $\beta$ ,  $\delta$ ,  $\epsilon$  y  $\phi$ . Durante la acumulación de estas secuencias se constata una pérdida progresiva de la potencia de las unidades lignito (Cabrera *et al.*, 1995; Sáez & Cabrera, 2002; Santanach *et al.*, 2005), como resultado de la menor capacidad para acumular turba de las comunidades de *Myrica*.

### *La vegetación de ribera*

La zona lacustre alrededor de la que se desarrollaron los tipos de vegetación azonal descritos anteriormente estuvo alimentada por diferentes corrientes tributarias. Las principales se localizaron al norte y este de la cuenca, siendo las primeras más importantes durante el Rupeliense y CHI y, las segundas, en CHS y el Aquitaniense (Barsó *et al.*, 2003; Aréchaga *et al.*, 2011).

En los conjuntos palinológicos se observa un conspicuo aumento simultáneo de *Acer*, *Vitis* y *Rhus* a partir de CHI (secuencia F), que se ve acentuado durante CHS y el Aquitaniense. Estos incrementos han sido interpretados como indicativos del aumento de la importancia de la sedimentación fluvial y aluvial en la cuenca, la cual dio lugar a depósitos clásticos cada vez más frecuentes y a unidades de lignito progresivamente menos potentes (Cabrera *et al.*, 1995; Santanach *et al.*, 2005; Valero *et al.*, 2016). La excepción fue la unidad de lignitos  $\beta$ , que presenta una gran potencia a pesar de que fue depositada en CHS, aunque esta unidad contiene numerosas intercalaciones de terrígenos.



Hoy en día, algunas especies de *Acer* y *Vitis* forman habitualmente parte de la vegetación riparia en la Península Ibérica (López González, 2002; Blanco Castro *et al.*, 2005). La presencia conjunta de *Rhus* parece indicar un comportamiento similar de este género en la Cuenca de As Pontes. A este respecto, ha sido identificado previamente junto a taxones típicamente ribereños como *Fraxinus*, *Alnus*, *Ulmus* o el propio *Acer* en otros estudios palinológicos cenozoicos (Syabryaj *et al.*, 2007).

Los cauces que desembocaban en el lago de As Pontes estuvieron principalmente poblados por elementos mesófilos, muchos de ellos de origen arctoterciario, como *Corylus*, *Liquidambar*, *Pterocarya*, *Ulmus* y *Zelkova*. Poco antes del incremento de *Acer*, *Vitis* y *Rhus*, que marca el momento en que la vegetación ribereña empezó a adquirir mayor importancia, se registran ya las primeras apariciones de otros taxones que formaron parte de estos ecosistemas. Así, en el tránsito entre el Rupeliense y CHI (desde la parte superior de la secuencia H a la F) documentamos por primera vez la presencia puntual de *Alnus*, *Celtis*, *Ostrya*, *Platanus*, *Salix* y *Sambucus*. Más adelante, en las secuencias C y D se encuentra el primer registro de *Fraxinus*, *Juglans* y *Carpinus*.

Las asociaciones de palinomorfos señalan la existencia de una notable diversidad de lianas. Además de *Vitis*, se han identificado especies de *Hedera*, *Lonicera*, *Parthenocissus* y otras vitáceas que no se han podido atribuir a ningún género en concreto. Probablemente, *Calamus* fue uno de los bejucos más abundantes en este tipo de bosques. La capacidad de estas palmeras para crecer tanto en ambientes pantanosos como en ribereños de latitudes tropicales ha sido señalada por varios autores (Meggers *et al.*, 1973; Ediger *et al.*, 1990; Hawthorne & Jongkind, 2006). En As Pontes, los datos palinológicos sugieren que su comportamiento fue principalmente ribereño, ya que sus porcentajes aumentan notablemente a partir de CHS, coincidiendo con el periodo en el cual los medios pantanosos de Taxodioideae - Nymphaeaceae perdieron importancia en la zona.

Resulta difícil asegurar la presencia de elementos de origen paleotropical en estos medios, aunque es posible que géneros como *Engelhardia*, *Platycarya* y *Magnolia*, los habitaran como componentes accesorios.

### *El bosque perennifolio*

En áreas de la cuenca fuera de la influencia directa de la zona lacustre se desarrollaron bosques climatófilos compuestos por elementos perennifolios paleotropicales. Su estrato arbóreo estuvo integrado por taxones como *Reevesia*, *Mastixia*, *Engelhardia*, *Eucommia*, *Platycarya*, *Sapium*, Bombacaceae, Sapindaceae, Arecaceae y por varias especies de la subfamilia Fagoideae, que probablemente ejercieron polidominancia. Árboles de los géneros *Diospyros*, *Alchornea* y *Magnolia* también debieron estar presentes de manera muy esporádica.

El estrato arbustivo incluyó plantas de *Olax*, *Myrtus*, y de las familias Celastraceae, Icacinaceae, Oleaceae, Rhamnaceae, Rutaceae, Sapotaceae y, posiblemente, Melastomataceae. Diferentes hamamelidáceas que posiblemente compartieron afinidad ecológica, como *Disanthus*, *Corylopsis*, *Distylium* y *Embolanthera* también se situaron en estas zonas alejadas del margen lacustre en las que existió una menor humedad. Al respecto, Casas-Gallego *et al.* (2015) relacionaron la drástica disminución del polen de *Disanthus* con periodos en los que se incrementaba la lámina de agua en las inmediaciones de una zona palustre, poniendo de manifiesto su incapacidad para desarrollarse sobre suelos encharcados.

Las abundancias relativas de la mayor parte de los taxones que constituyeron estos bosques no muestran una clara correlación con las variaciones de la vegetación azonal, lo cual indica que no se vieron afectados de manera significativa por los cambios en el nivel del agua. Este tipo de vegetación debió estar en contacto con la ribereña y la de las partes más elevadas de la cuenca, de manera que algunos de sus componentes debieron encontrarse en ambas. Por su composición, estos bosques representan una transición entre los de carácter tropical, que formaron parte de la vegetación del Paleoceno y Eoceno de Europa, y los de tipo laurisilva subtropical, que caracterizaron de forma importante la vegetación del Oligoceno y el Neógeno de este subcontinente (Mai, 1989; Mai, 1991; Barrón, 2003; Barrón *et al.*, 2010b; Kvaček, 2010). En esta región, los bosques de carácter tropical alcanzaron su máxima diversidad durante el Eoceno (Haseldonckx, 1973; Gruas-Cavagnetto, 1974b, 1976, 1978, 1987, 1989). A partir de entonces, se vieron afectados por una tendencia general de enfriamiento y descenso de las precipitaciones marcada por distintos puntos de inflexión, entre los que destacan la glaciación del tránsito Eoceno-Oligoceno (*OiI*) y la del Oligoceno-Mioceno (*MiI*). La primera fue una de las de mayor magnitud del Cenozoico y ejerció una drástica influencia sobre la flora europea y norteamericana (Collinson, 1992; Wolfe, 1992;

Knobloch *et al.*, 1993; Cavagnetto & Anadón, 1996; Mosbrugger *et al.*, 2005; Bozukov *et al.*, 2009). La misma tendencia continuó durante el Neógeno, provocando el reemplazamiento progresivo de elementos paleotropicales por otros arctoterciarios (Mai, 1991; Jiménez Moreno, 2006; Postigo-Mijarra *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010b; Ivanov, 2015). Como consecuencia, durante el Mioceno Medio y Superior fue habitual que los bosques de hoja lauroide de la Península Ibérica se redujeran y se vieran confinados a zonas ribereñas o montanas en las que se dieron las condiciones de humedad necesarias para su desarrollo (Barrón, 1999; Barrón *et al.*, 2006b; Barrón *et al.*, 2010b; Barrón *et al.*, 2016).

La palinoflora de As Pontes constituye un excelente ejemplo del estado de estas formaciones forestales transicionales durante el Oligoceno, periodo en el que aún presentaron una notable riqueza taxonómica y dominancia de taxones paleotropicales. Este tipo de vegetación no tiene análogos modernos, aunque muchos de sus componentes habitan actualmente en zonas tropicales y subtropicales, principalmente de África y sudeste asiático. Por ejemplo, *Olex* es un género de arbustos y pequeños árboles que forman parte del sotobosque de bosques húmedos y secos de África (desde Sierra Leona hasta Gabón), La India, sur de China, Tailandia, Malasia, Indonesia y Filipinas (Hawthorne & Jongkind, 2006); *Reevesia* presenta su centro de diversidad en el sudeste asiático, habitando en el sur de China, Indochina y la isla de Java (Bertoldi *et al.*, 1994); *Platycarya* vive en el este de China, Corea y Japón, y crece en bosques perennifolios hasta los 1.300 m de altitud (Fauquette *et al.*, 1998b); *Sapium* está integrado por árboles y arbustos perennifolios de bosques húmedos y secos de África tropical (Hawthorne & Jongkind, 2006); *Alchornea* es un árbol característico de los bosques secundarios tropicales y subtropicales de África y Sudamérica, en los que desempeña el papel de pionero (Lebamba *et al.*, 2009); *Diospyros* engloba árboles, y ocasionalmente arbustos, de distribución pantropical cuyas especies son características de distintos tipos de formaciones forestales, desde *rainforests* hasta bosques estacionales y secos (Marchant *et al.*, 2002; Lebamba *et al.*, 2009).

En As Pontes estos bosques se mantuvieron durante todo el intervalo temporal estudiado, si bien reconocemos en ellos la desaparición progresiva de varios taxones paleotropicales que se mencionan a continuación, lo que posiblemente refleja un empobrecimiento florístico. Diferentes especies de lorantháceas, elaeagnáceas, rutáceas, sapotáceas, así como una de *Platycarya* y otra de *Reevesia* presentan su último registro en el tránsito entre CHI y CHS. Las especies *Polycolpites helmstedtensis*, *Boehlensipollis* cf. *hohli*, *Tricolporopollenites vancampoe* y *Stephanocolporites* sp. 1, que incluyen granos de

polen de afinidad incierta, aunque presumiblemente producidos por taxones paleotropicales, también se identifican por última vez durante este periodo. Mientras estos bosques perdían componentes termófilos, se produjo el enriquecimiento con otros de origen arctoterciario. Estos han sido asociados principalmente a la vegetación de ribera, a través de la cual pudieron introducirse en estos bosques.

### *Vegetación de zonas elevadas*

La vegetación que se desarrolló en las zonas de mayor elevación que rodearon la Cuenca de As Pontes está representada en los conjuntos palinológicos por taxones que hemos considerado de origen regional. De acuerdo a estos, podemos inferir que constituyeron formaciones forestales con una menor diversidad que las anteriores, aunque es posible que la menor riqueza específica se explique, en parte, por razones de índole tafonómica, ya que el polen de las especies de su sotobosque debió tener mayores dificultades para alcanzar el medio de fosilización. Estuvieron dominadas ampliamente por especies de las familias Fagaceae, Juglandaceae y Pinaceae, siendo una de las más importantes la que produjo los granos de polen de *Tricolporopollenites villensis*. Tras un estudio de microscopía electrónica de la exina de estos palinomorfos, Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło (2000) concluyeron que fueron producidos por una forma ancestral común a las subfamilias Fagoideae y Castaneoideae. Otras fagáceas que compusieron este biotopo están representadas por *Cupuliferoipollenites oviformis*, *Verrutricolporites irregularis*, *V. theacoides*, *T. dolium* y, posiblemente, *T. pseudocingulum*. Entre las juglandáceas, las más relevantes fueron *Carya* y *Engelhardia*. La identificación de los tipos polínicos *Plicatopollis hungaricus*, *P. plicatus*, *P. lunatus*, *Momipites punctatus*, *M. quietus*, *M. gracilis*, *Caryapollenites simplex* y *C. eogracilis* da testimonio de la coexistencia de distintas especies de esta familia y de su diversidad. Las coníferas también estuvieron bien representadas, principalmente por el género *Pinus*.

La alta correlación de las abundancias de *Arceuthobium* con las de algunos de los taxones mencionados indica que este epífito formó parte de este tipo de vegetación. Probablemente parasitó individuos de la familia Pinaceae, como hace actualmente en Norteamérica, Centroamérica, África y Asia (Mathiasen, 1996). Del mismo modo, también observamos una relación de dependencia con estos medios de Elaeagnaceae, *Platanus*,

*Distylium* y *Embolanthera*, lo cual sugiere un cierto grado de participación en estos bosques (Fig. 8.8).

Los elementos característicos de zonas más elevadas, que seguramente tuvieron un origen regional, como *Abies*, *Picea* y *Tsuga*, aparecen de forma esporádica en las muestras estudiadas. Sus porcentajes siempre están por debajo del 0,2%, indicando una influencia muy reducida en la vegetación de la cuenca.

### 8.3 Dinámica de la vegetación

Podemos diferenciar dos patrones generales de variación en las abundancias de los taxones identificados de acuerdo al tipo de vegetación al que conciernen y a la velocidad a la que se producen:

- Cambios que afectaron a la vegetación local azonal, que fueron producidos en una escala de tiempo de menos de 1 Ma, provocados por oscilaciones del nivel de agua de la zona lacustre/palustre.
- Cambios en la composición de las comunidades zonales que operaron en una escala de tiempo superior a 1 Ma.

#### 8.3.1 Respuesta de la vegetación azonal a los cambios del nivel del agua

En un ecosistema, los cambios en la abundancia de una especie suelen depender de un gradiente ambiental. La respuesta a este de una población de una determinada especie es constante cuando su abundancia es independiente de la variable ambiental. Esta es unimodal o polimodal cuando la abundancia experimenta uno o varios máximos como resultado de cambios en el entorno, y lineal cuando su abundancia muestra una relación lineal creciente o decreciente respecto al gradiente ambiental (Austin, 1987; Ter Braak & Prentice, 2004). La flora local de As Pontes experimentó este último tipo de respuesta en repetidas ocasiones.

Para estudiar el comportamiento de la vegetación azonal a lo largo del tiempo nos hemos basado en una zonación de la vegetación según una hipotética sección transversal del margen lacustre/palustre de la Cuenca de As Pontes, en la que el principal factor responsable de la misma sería un gradiente de humedad/profundidad. Una variación estructural de la vegetación dependiente del calado de las aguas con similitudes al descrito en este apartado

fue explicada por Blanco Castro *et al.* (2005), como ejemplo clásico en la Península Ibérica de zonación actual de una laguna o cauce ribereño y su llanura de inundación. Obviamente, la similitud es únicamente estructural, ya que la composición de la vegetación azonal de As Pontes (sobre todo la arbórea) fue notablemente desigual a la de los actuales ambientes ribereños de Europa. En estos últimos, las comunidades vegetales se disponen en bandas más o menos paralelas al cauce, sucediéndose desde las más especializadas, sobre el agua y en las proximidades del mismo, hasta las menos adaptadas al medio acuático, más alejadas y en contacto con la vegetación climatófila o zonal (Blanco Castro *et al.*, 2005). Por ejemplo, en algunos tramos de cursos de agua permanentes de la Península Ibérica, *Nuphar lutea* se puede instalar en las zonas de remansos con mayor profundidad. A medida que esta descende, se pueden encontrar especies como *Potamogeton crispus* y *Myriophyllum spicatum*, y en zonas aún más someras, de apenas unos centímetros, pueden aparecer *Chara vulgaris*, *Sparganium erectum*, *Carex riparia*, *Groenlandia densa*, *Typha domingensis* y *Phragmites australis* (Cirujano Bracamonte *et al.*, 2014). Entre las especies arbóreas, es habitual que los sauces se sitúen en las zonas más próximas al cauce, seguidas de álamos y olmos, pudiendo estar los últimos en contacto con la vegetación climatófila dominada por encinas. Este tipo de zonaciones representan una abstracción o serie de situaciones ideales que en algunos casos serían difíciles de ajustar a la complejidad real del ecosistema, pero resultan útiles como marco sintético de referencia para ilustrar las principales tendencias de variación en este tipo de vegetación azonal (Blanco Castro *et al.*, 2005).

La fuerte correlación negativa entre *Cupressacites* spp. (Taxodioideae) y *Cyrtillaceapollenites* spp. (*Cyrtilla*) en los conjuntos palinológicos (Fig. 7.3) indica que estos taxones tuvieron respuestas opuestas al grado de humedad y profundidad de la lámina de agua. La alternancia entre ambos se produjo como consecuencia de etapas de transgresión y regresión del lago. Hemos identificado 18 ciclos a lo largo de toda la sucesión, que se expresan con mayor o menor claridad dependiendo de la fase de evolución de la cuenca. Además de taxodiáceas y *Cyrtilla*, en estos ciclos intervinieron de manera determinante las esporas de algas, *Laevigatosporites*, *Typha/Sparganium*, Cyperaceae y Myricaceae, que jugaron un papel importante en alguna de las fases de una sucesión ecológica que se repitió sucesivamente en el tiempo. Los cuatro ejemplos más claros se dan en las secuencias de lignito-terrágenos H, F, C y  $\beta$  (ciclos 5, 7, 9 y 13 de la figura 8.6), en los que se refleja la siguiente sucesión ecológica:

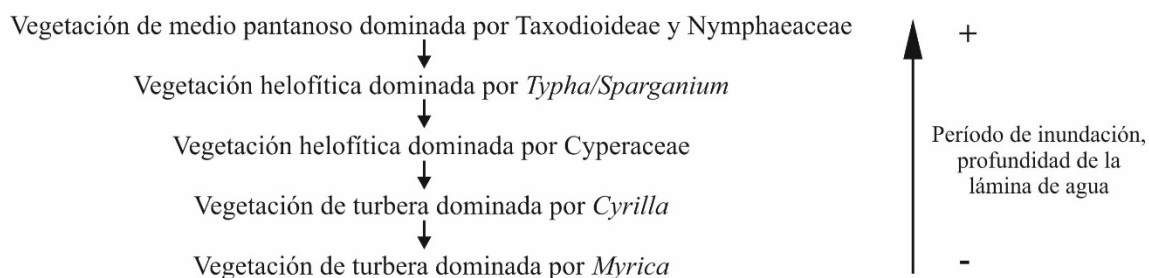


Figura 8.5: Esquema que muestra las fases que atraviesan los ciclos de sucesión ecológica identificados en As Pontes.

La identificación de los cuatro ciclos mencionados nos ha servido como base para reconocer todos los demás que, aunque se expresan de manera menos clara, están registrados a lo largo de toda la serie sedimentaria. Cada uno comienza con una fase de máxima profundidad del lago provocada por un evento transgresivo (Figs. 8.6 y 8.7 A). El aporte de agua responsable del desbordamiento del límite lacustre produjo durante estas fases un ambiente de sedimentación de mayor energía, como ha quedado reflejado en el depósito de las unidades de terrígenos. Las asociaciones palinológicas contenidas en estos sedimentos presentan elevados porcentajes de taxones que habitaron en la zona pantanosa más próxima al margen lacustre y que, por tanto, se encontraron mejor adaptados a periodos prolongados de inundación y a una mayor profundidad del agua. Esta fase está representada en cada uno de los ciclos por elevados porcentajes de Cupressaceae, Nymphaeaceae y/o esporas de algas. Ocasionalmente, se encuentra precedida por un máximo de *Lycopodiella* (*Camarozonosporites* spp.), un licófito que debió comportarse como pionero durante el inicio de la etapa de inundación. Actualmente, *Lycopodiella inundata* puede funcionar como colonizador de suelos limosos y arenosos en terrenos en desuso o después de una perturbación (Rasmussen, 2002). Este mismo autor indica que, sin embargo, no puede colonizar un terreno anualmente como otros pioneros de rápido crecimiento. Al tratarse de un helecho de crecimiento lento requiere cierta estabilidad para su establecimiento. Estos requerimientos ecológicos encajan bien en una sucesión vegetal a largo plazo como las que tuvieron lugar en la Cuenca de As Pontes. En concreto, como veremos más adelante, es probable que cada uno de los ciclos tuviera una duración aproximada de 400 ka. En condiciones umbrosas, *L. inundata* reduce drásticamente su competitividad (Rasmussen, 2002), lo cual probablemente fuera la causa de su reemplazamiento en los periodos en los que los elementos arbóreos pasaron a cobrar mayor importancia. Es posible que *Lycopodiella* ejerciera una función semejante a la observada en *Osmunda* en otros humedales. En un

estudio de lluvia polínica en los Everglades de Florida, Willard *et al.* (2006) demostraron que las esporas de *Osmunda* aumentaban sus porcentajes en los momentos en los que se iniciaban las condiciones más húmedas, mientras que los de esporas monoletas aumentaban en condiciones de bajada del nivel del agua. Utescher *et al.* (2009b) interpretaron un proceso similar a partir del análisis palinológico de sedimentos miocenos de Bulgaria que reflejaban la dinámica de una zona de turbera sometida a periodos de inundación.

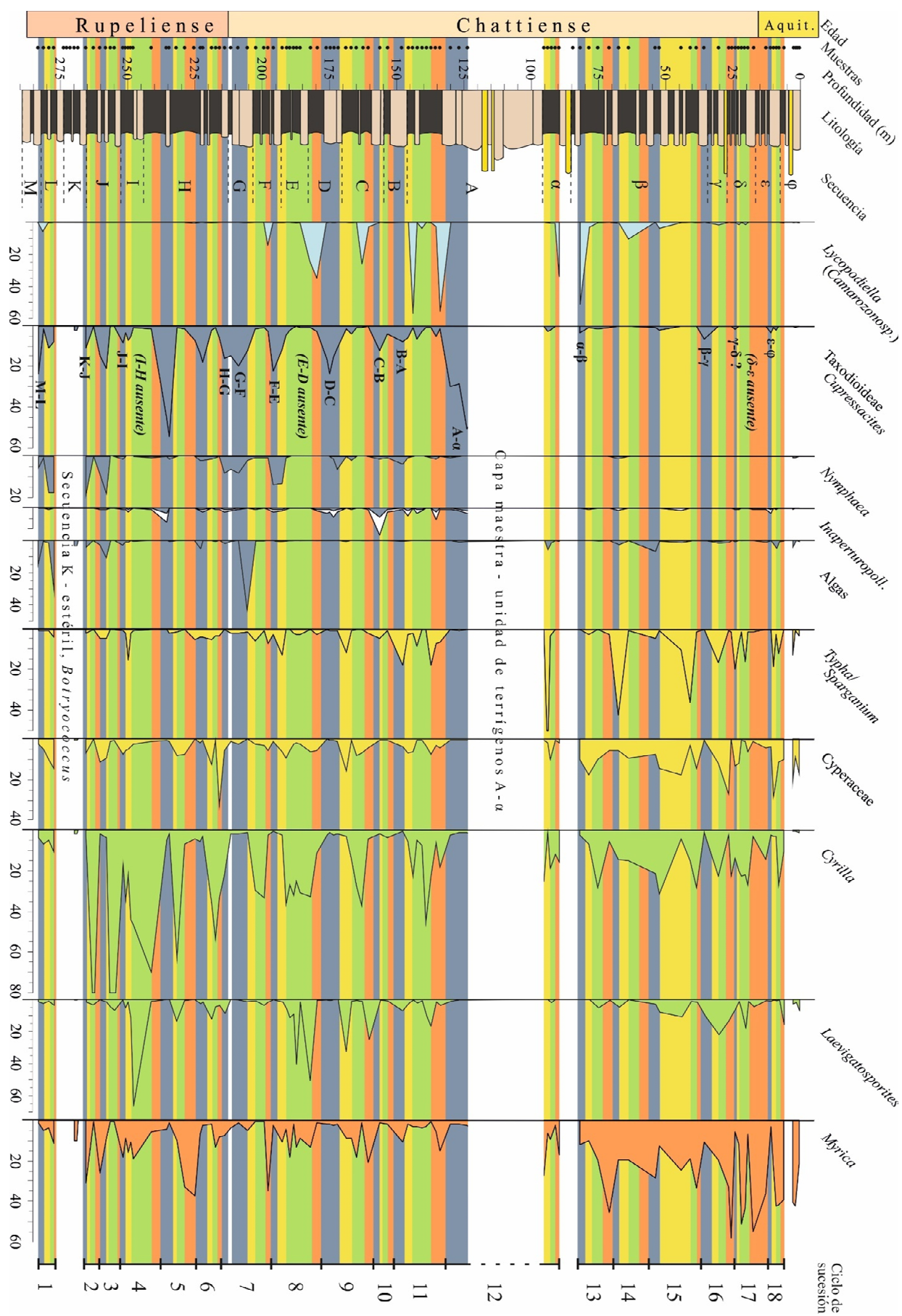
La siguiente fase de la sucesión vegetal tuvo lugar en las etapas de regresión del lago (Fig. 8.7 B). Extensas superficies de terreno debieron quedar al descubierto y pudieron ser colonizadas por varias especies de *Typha/Sparganium* y Cyperaceae. Estos dos taxones representan dos comunidades vegetales ligeramente diferentes. Aunque no es un patrón común a todos los ciclos, se observa una tendencia a que el establecimiento de tifáceas y esparganiáceas preceda al de ciperáceas. Este proceso se puede apreciar en los ciclos 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 14 y 16 (Fig. 8.6). En las zonas de marisma del sureste de Estados Unidos se ha puesto de manifiesto que los requerimientos de humedad edáfica de las especies de *Typha/Sparganium* son ligeramente superiores a los de Cyperaceae. Las primeras crecen a menudo sobre suelos encharcados, mientras que las segundas son más características de praderas húmedas, no necesariamente encharcadas (Blersch *et al.*, 2016).

Un mayor descenso del nivel del del agua proporcionaba condiciones de humedad edáfica bajo las cuales los arbustos de los géneros *Cyrilla* y *Myrica* resultaban más competitivos que las comunidades helofíticas (Fig. 8.7 C). Estos se desarrollaron en medios de turbera en los que se produjo la mayor parte de la acumulación de lignito en la cuenca.

En una primera etapa, la turbera se encontraba dominada por *Cyrilla*. Aunque no es observable en todos los ciclos, en la mayor parte de ellos es evidente un reemplazamiento de *Cyrilla* por *Myrica*, probablemente debido al menor requerimiento hídrico del segundo género. La vegetación de turbera dominada por *Myrica* representó la fase de culminación de la sucesión ecológica, que se veía interrumpida por un nuevo episodio de inundación.

En algunas secciones del registro palinológico se observa un solapamiento de las abundancias máximas que caracterizan distintas fases de la sucesión. Por ejemplo, en el ciclo 4 (J1) los máximos de *Typha/Sparganium* y Cyperaceae no suceden al de Taxodioideae, sino que coinciden en las mismas muestras. Es posible que un muestreo de mayor resolución permitiera separar estos picos, aunque probablemente este solapamiento indica que la vegetación característica de distintas fases de la sucesión coexistió en la cuenca distribuida

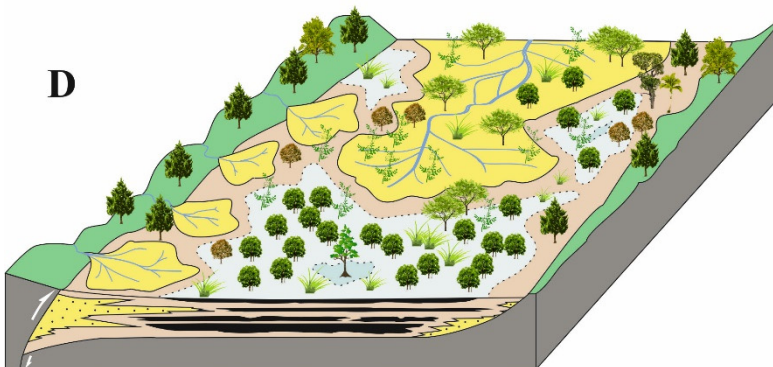
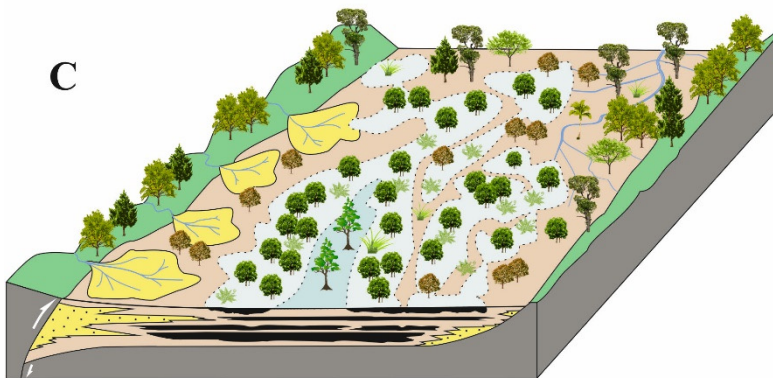
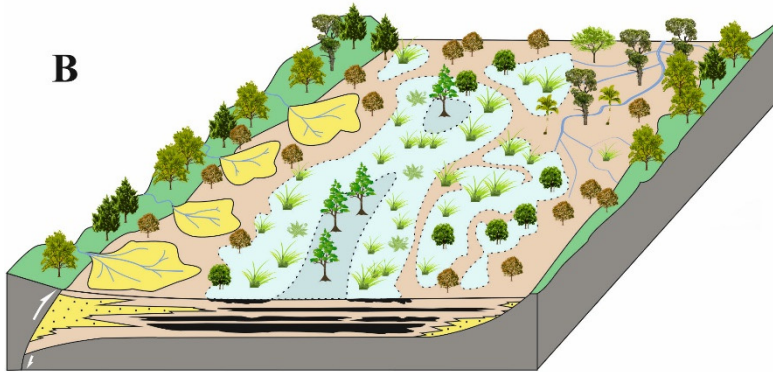
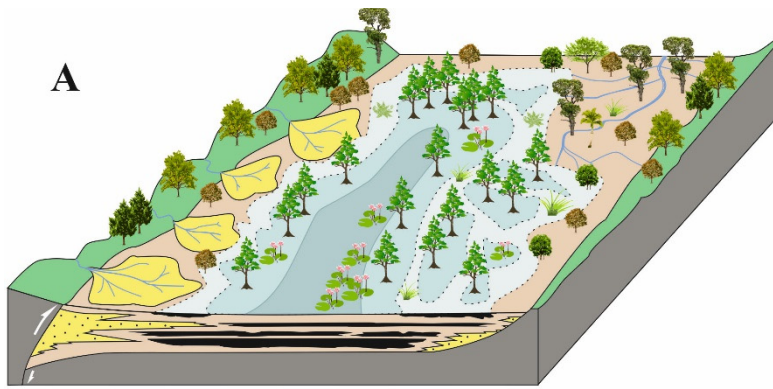




↑ Figura 8.6: Las bandas grises indican los intervalos en los que la vegetación pantanosa fue dominante, los cuales coinciden con la sedimentación de las principales unidades de terrígenos. Estas están sucedidas por bandas amarillas, que representan los intervalos en los que la vegetación helofítica adquirió una mayor extensión. Las bandas verdes y rojas, indican los periodos en los que se produjo mayor acumulación de turba en la cuenca. Las verdes corresponden a los periodos en los que la turbera estuvo dominada por *Cyrillaceae* mientras que las rojas indican las etapas de mayor madurez de la turbera con dominancia de *Myricaceae*.

por distintas zonas de la misma. Del mismo modo, en los ciclos 4, 12 y 16 los picos de *Taxodioideae* coinciden con altos porcentajes de *Myrica*. Este último taxón representa la fase final del ciclo anterior. Es probable que cuando se produjo el evento transgresivo que favoreció el establecimiento de las taxodiáceas, *Myrica* aún fuera relevante en el paisaje en los márgenes de la zona inundada, lo cual explica la ocurrencia simultánea de elevados valores de ambos taxones. La aparición del pico de *Taxodioideae* es interpretada, sin embargo, como el inicio de un nuevo ciclo de la vegetación.

Podemos indicar tres razones por las que algunos ciclos se expresan tan solo de manera débil. En primer lugar, la resolución que proporciona el muestreo en algunas secuencias de lignito-terrígenos es limitada. Por ejemplo, las secuencias de terrígenos I-H, E-D y  $\delta$ - $\epsilon$  no fueron muestreadas, por lo que no hemos podido registrar la fase de la sucesión dominada por la vegetación de medios pantanosos en estas partes de la sección. Sin embargo, el establecimiento de los ciclos de vegetación descritos permite predecir la presencia de un pico de taxodiáceas y nenúfares en estas unidades de terrígenos no muestreadas que representan una transgresión del lago. En segundo lugar, aunque el progreso de la sucesión se dirigió principalmente en un único sentido, algunas partes de la sucesión evidencian que este se invirtió. Así, la dominancia de *Cyrilla* en los ciclos 6 y 12 fue sucedida por una de *Typha/Sparganium* en lugar de culminar en una vegetación de turbera dominada por *Myrica*. Este tipo de desplazamientos desde comunidades helofíticas a zonas pantanosas por inundación, o a zonas arbustivas por aumento de la sequedad se produce de forma usual en los Everglades de Florida (Willard *et al.*, 2006). En tercer lugar, a partir de CHS se produjo una drástica regresión de la zona lacustre y, como consecuencia, los medios pantanosos, que marcan el comienzo de cada ciclo, se ven mermados, por lo que su señal en el registro palinológico es mucho más débil a partir de este periodo.



Taxodiaceae



*Nymphaea*, *Nuphar*



Cyrillaceae  
*Myrica*



Pinaceae



Fagaceae  
Castaneoideae  
Juglandaceae



Árboles paleotropicales  
(Bombacaceae, *Reevesia*,  
*Diospyros*, *Mastixia*...)



Arbustos paleotropicales  
(Buxaceae, Celastraceae,  
Sapotaceae, *Olea*...)



Palmeras



Trepadoras  
(*Vitis*, *Calamus*...)



Cyperaceae  
*Typha/Sparganium*



Elementos Arctotercarios



Pteridófitos

↑ Figura 8.7: Modelo idealizado en el que se representa la sucesión cíclica de la vegetación azonal que se produjo en la Cuenca de As Pontes, especialmente durante el Rupeliense y la parte basal del Chattiense (CHI) (A, B y C) y un paisaje característico de la parte superior del Chattiense (CHS) y el Aquitaniense (D). A: Durante las fases de mayor nivel del agua la vegetación dominante estuvo integrada por Taxodioideae y Nymphaeaceae sobre un medio pantanoso; B: Las etapas de retroceso del lago favorecían el desarrollo de comunidades helofíticas; C: Fases de mayor descenso de la humedad edáfica conducían al establecimiento de turberas dominadas por *Cyrilla* y *Myrica*; D: Escenario que muestra el drástico retroceso de los medios pantanosos y el aumento de la importancia de la sedimentación fluvial durante la última parte del Chattiense y el Aquitaniense.

### 8.3.2 Evolución de la vegetación zonal

La aplicación del análisis de componentes principales (ACP) ha sido de gran utilidad para interpretar la dinámica general de las comunidades zonales, así como para desvelar relaciones entre taxones. Sin embargo, ha mostrado limitaciones para identificar un factor al cual atribuir los cambios rápidos experimentados por la vegetación azonal. Esto es debido a que el ACP permite estudiar el comportamiento de variables que experimentan respuestas lineales respecto a un factor que presenta un único gradiente de variación ascendente o descendente. Sin embargo, en los conjuntos palinológicos de As Pontes el factor ambiental responsable de los cambios en la vegetación azonal se expresó cíclicamente.

A partir del ACP hemos establecido tres grupos principales de taxones que caracterizaron la vegetación zonal a lo largo de la sucesión (Fig. 8.8). Los del grupo 1 alcanzaron su mayor importancia durante el Rupeliense. En el grupo 2 se encuentran los que adquirieron mayor relevancia durante CHI. En el grupo 3 se encuentran representados los que aumentaron su presencia en CHS y el Aquitaniense. Además, los subgrupos que hemos denominado 1-2, 2-3 y 3-1 reúnen taxones característicos de dos de los tres grupos principales mencionados. Así, 2-3 integra elementos representativos tanto de CHI como de CHS-Aquitaniense. Los subgrupos 1-2 y 3-1 contienen los principales elementos azonales. Los de 1-2 caracterizaron tanto el Rupeliense como de CHI, siendo *Cupressacites* spp. el taxón clave. *Myricipites*, *Cyrillaceaepollenites* y *Cyperaceaepollis* forman el grupo 3-1 y presentan sus mayores porcentajes en el Rupeliense y en CHS-Aquitaniense.

Esta agrupación de taxones refleja las principales tendencias de la vegetación zonal durante los aproximadamente 7,5 Ma de relleno de la cuenca:

- Descenso gradual de los porcentajes de taxones termófilos.
- Incremento y dominancia de fagáceas durante CHI.



- Aumento gradual de los porcentajes de taxones interpretados como ribereños y mesófilos.

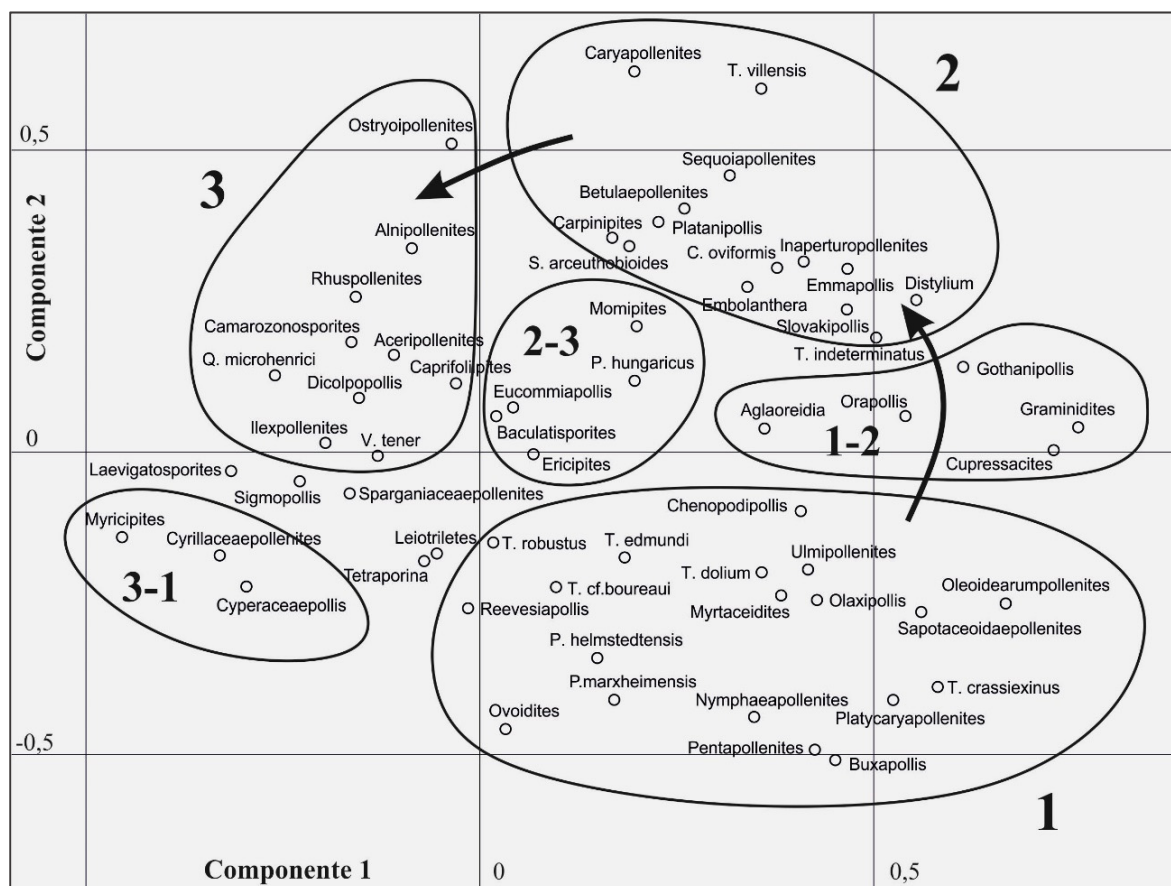


Figura 8.8: Gráfico en el que se encuentran representados los 61 taxones más importantes de la sucesión de acuerdo a los dos componentes principales reconocidos. Se han diferenciado tres grupos que representan tres periodos diferentes de la evolución de la vegetación en As Pontes. 1: parte basal de la sucesión (Rupeliense); 2: parte media de la sucesión (CHI); 3: parte superior de la sucesión (CHS-Aquitaniense).

La pérdida de importancia de elementos termófilos como *Olax*, *Reevesia*, *Mastixia*, *Platycarya*, *Myrtus*, *Celastraceae*, *Oleaceae* y *Sapotaceae* se hace patente a lo largo de toda la sucesión. Durante el Rupeliense, estos fueron constituyentes importantes de los bosques perennifolios que se encontraban fuera de la influencia de la zona lacustre. Posteriormente, en CHI, pasaron a tener un papel secundario y ya en CHS y Aquitaniense tuvieron una presencia testimonial (Fig. 6.14). Paralelamente a esta tendencia, se produjo la desaparición gradual de determinados taxones de la cuenca, la mayoría de afinidad incierta, sugiriendo una asociación entre ambos fenómenos. Las primeras en desaparecer fueron las plantas productoras de *Polycolpites helmstedtensis* y *Polypodiaceoisporites marxheimensis*, durante

el comienzo de CHI. *Embolanthera*, *Retitricolporites* cf. *irregularis* (*Amanoa*?), *Tricolporopollenites vancampoe*, *T.* cf. *deliberatus*, *Cupanieidites orthoteichus* (Myrtaceae) y *Aglaoreidia pristina* dejaron de estar presentes en el tránsito CHI-CHS. Las especies que produjeron los granos de polen *Dicolpopollis middendorffii*, *Stephanocolporites* sp. 1 y *Tricolporopollenites* sp. 2, así como varias especies de rutáceas desaparecieron durante el comienzo de CHS, mientras que una especie de *Reevesia*, *Lawsonia*?, *Sciadopitys*, las distintas plantas que produjeron *Pentapollenites* y *Monocolpopollenites tranquillus*, así como Elaeagnaceae y Loranthaceae se extinguieron justo antes del tránsito Chattiense-Aquitaniense. El ACP agrupa a un número considerable de estos taxones junto a los elementos termófilos mencionados, lo cual sugiere que probablemente compartieron una preferencia por el clima cálido (Fig. 8.8).

En cuanto a la vegetación de zonas elevadas de la cuenca, se mantuvo de manera relativamente constante la presencia de algunas juglandáceas como *Engelhardia* y la planta productora de *Plicapollis hungaricus*. Las pináceas también muestran valores que parecen indicar una presencia relativamente estable en la vegetación zonal. El cambio más significativo en estas formaciones consistió en el aumento de la especie de fagácea que produjo el polen de *Tricolporopollenites villensis*, la cual experimentó un destacado aumento durante CHI. Esta expansión fue acompañada de otras especies de la misma familia del tipo *Castanea/Castanopsis*, *Lithocarpus* y *Pasania*, y juglandáceas del género *Carya*. Todos estos taxones vieron mermada su presencia en la vegetación zonal durante el comienzo de CHS.

Uno de los cambios más notables en la vegetación zonal consistió en el aumento de elementos que hemos considerado representativos de comunidades ribereñas, como *Acer*, *Vitis* y *Rhus* a partir de CHI y, en mayor medida, en CHS y el Aquitaniense. Este proceso se encuentra asociado a la aparición progresiva de especies arctoterciarias en la cuenca y, junto a la reducción de los valores de las plantas termófilas mencionadas anteriormente, apunta a una disminución de la temperatura. El ACP sitúa a *Alnus*, *Ostrya*, *Ilex* y *Sambucus* en este grupo de taxones mesófilos que cobra importancia durante CHS y el Aquitaniense. La importancia creciente de la flora arctoterciaria se pone de manifiesto por el aumento de la diversidad de taxones identificados, más que por el incremento porcentual de estos, ya que continuaron siendo minoritarios en la vegetación (Figs. 6.3–6.14). Los principales fueron *Corylus*, *Carpinus*, *Eucommia*, *Liquidambar*, *Pterocarya*, *Zelkova*, *Celtis*, *Platanus*, *Salix*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Hedera* y *Lonicera*.

## 8.4 Factores responsables de la dinámica de la vegetación

Estudios geológicos han puesto de manifiesto que la sedimentación en la cuenca estuvo controlada por la acción combinada de la tectónica y el clima. La importancia relativa concedida a cada uno de estos factores ha variado a lo largo del tiempo. En los años 90 se concedía mayor peso a la tectónica como factor controlador de los procesos de sedimentación (Sáez & Cabrera, 1994). Sin embargo, la importancia atribuida al clima ha ido aumentado considerablemente desde entonces (Sáez & Cabrera, 2002). La influencia del clima y de la tectónica sobre la vegetación ha quedado registrada en los conjuntos palinológicos de As Pontes de manera superpuesta, revelándose como las principales causas de los cambios acontecidos en las comunidades vegetales. La acción conjunta de estos dos factores sobre la vegetación en cuencas europeas tan solo ha sido previamente estudiada en un reducido número de trabajos como los del Oligoceno de Eslovenia (Bruch *et al.*, 2002) y los del Carbonífero de la República Checa (Opluštil *et al.*, 2013).

### 8.4.1 Control climático

#### 8.4.1.1 Control del clima sobre la vegetación azonal

Recientemente, Valero *et al.* (2016) han mostrado que la acumulación de las unidades de lignito y la sedimentación de los terrígenos de As Pontes se produjo con una periodicidad que indica un control orbital sobre las mismas. El movimiento de precesión del eje terrestre, la variación de la inclinación del mismo (oblicuidad), así como la de la excentricidad de la órbita alrededor del Sol, son fenómenos astronómicos que producen cambios cíclicos en la cantidad de radiación solar recibida por la superficie terrestre y, por tanto, en el clima (Zachos *et al.*, 2001). El movimiento de precesión se produce por un cambio en la orientación o “cabeceo” del eje de rotación terrestre que hace que este describa un círculo en el espacio cada aproximadamente 26 ka. La oblicuidad es el ángulo de inclinación del eje terrestre con respecto a una perpendicular al plano de la eclíptica. Su variación gradual entre 22,1° y 24,5° se produce cada 41 ka y ocasiona cambios en la estacionalidad global, de manera que cuando su inclinación es elevada se incrementan el contraste estacional, especialmente en latitudes altas, dando lugar a inviernos más fríos y veranos más cálidos. Por último, la excentricidad se refiere a la forma de la órbita terrestre alrededor del Sol, la cual varía gradualmente desde casi circular a elíptica con ciclicidades de 100 ka y 400 ka.

La periodicidad detectada en los sedimentos de As Pontes se encuentra dentro del rango de la excentricidad de larga duración, de aproximadamente 400 Ka, que por encontrarse entre 1 ka y 1 Ma, es considerada de cuarto orden (Catuneanu, 2006; Catuneanu *et al.*, 2011). Este tipo de ciclos en registros estratigráficos de sedimentos lacustres se ha puesto de manifiesto en un número reducido de estudios (Olsen, 1986; Olsen & Kent, 1999; Van Vugt *et al.*, 2001; Abels *et al.*, 2010; Valero *et al.*, 2014; Valero *et al.*, 2016).

En los conjuntos palinológicos de As Pontes, 14 de los 18 ciclos de sucesión vegetal que se encuentran registrados se pueden correlacionar con la curva de excentricidad propuesta por Laskar *et al.* (2004) para el Oligoceno y Mioceno Inferior (Fig. 8.9), indicando que las transgresiones y regresiones lacustres responsables de los cambios en la vegetación azonal estuvieron orbitalmente controladas. Los picos de Taxodioideae, Nymphaeaceae y/o esporas de algas reflejan los repetidos eventos de transgresión lacustre, que debieron estar causados por periodos de mayor precipitación y, por tanto, aporte hídrico a la cuenca. El desbordamiento del lago, junto con la crecida de los cauces fluviales, favorecieron la sedimentación siliciclástica de las unidades de terrígenos durante estos periodos. Las cuatro sucesiones vegetales que hemos reconocido en la parte basal de la sucesión (ciclos 1, 2, 3 y 4) no han podido ser correlacionadas con la curva de excentricidad. Es posible que se encuentren asociadas con una excentricidad de corta duración, de aproximadamente 100 ka ya que, aunque de manera más débil, esta también se expresa en el registro sedimentario (Valero *et al.*, 2016).

A la hora de asociar cada una de las expansiones del lago con la curva de excentricidad hemos seguido la correlación de Valero *et al.* (2016), que mediante análisis estadísticos establecieron la asociación entre las unidades de terrígenos y los máximos de excentricidad. Esto nos permite inferir que los periodos de mayor precipitación se dieron durante los máximos de excentricidad. Hay que tener en cuenta que esta, por sí sola, no produce variaciones de insolación significativas que puedan conducir a cambios climáticos. Sin embargo, modula decisivamente la precesión, la cual ejerce una influencia directa sobre la precipitación (Olsen, 1986; Van Vugt *et al.*, 2001; Laskar *et al.*, 2004; Valero *et al.*, 2016). Normalmente, las fases húmedas se producen durante los mínimos de precesión, en los cuales la insolación en el solsticio de verano es máxima en el Hemisferio Norte. Así pues, debemos suponer que en As Pontes, los periodos en los que coincidieron excentricidad máxima y precesión mínima fueron los más favorables para la expansión lacustre.



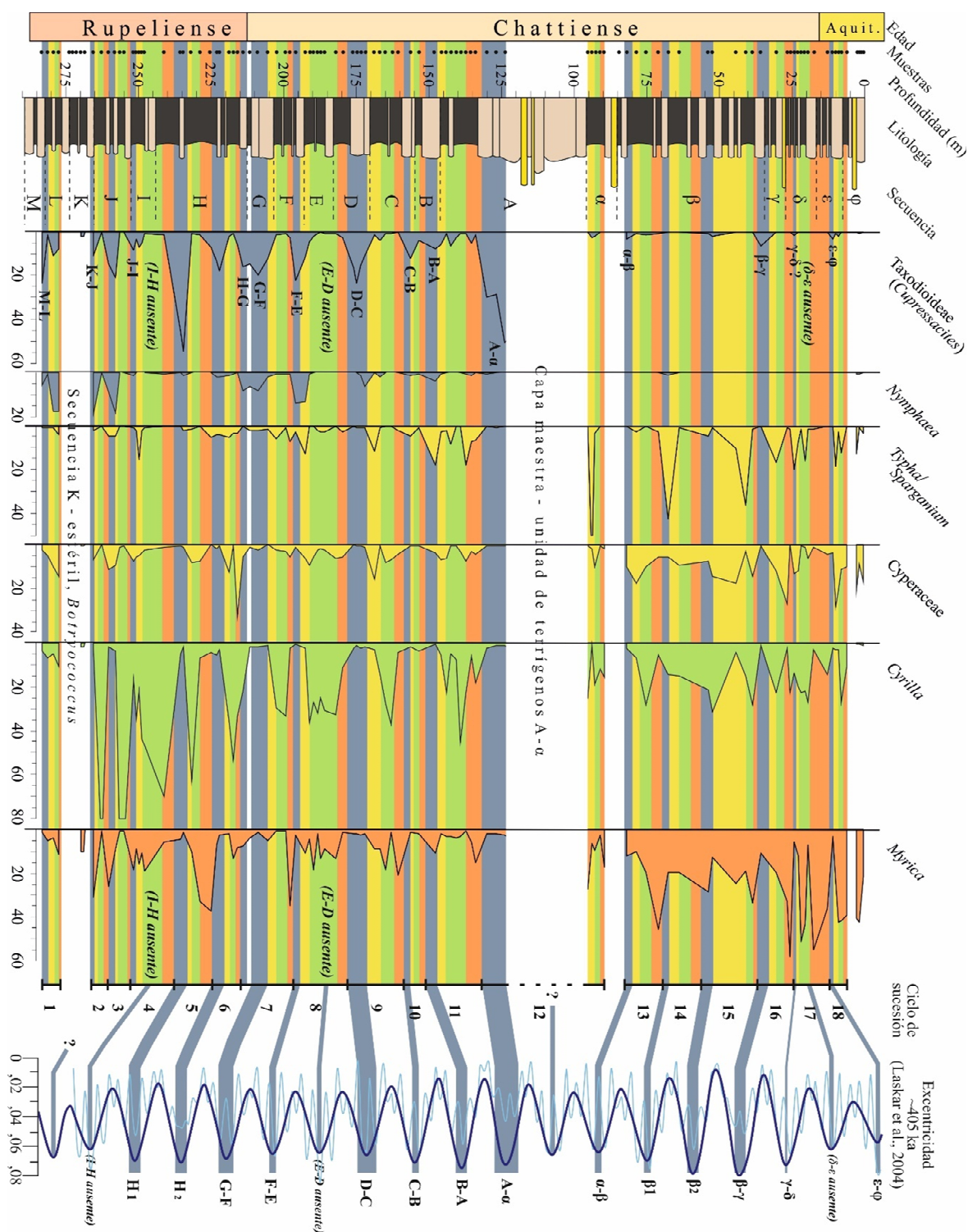


Figura 8.9: Correlación de los cambios cíclicos experimentados por la vegetación azonal de As Pontes con la curva de excentricidad propuesta por Laskar *et al.* (2004), en azul oscuro. En azul claro se representa la curva de insolación en el Hemisferio Norte.

Valero *et al.* (2014) señalaron que varias secciones de la vecina cuenca lacustre del Ebro con la misma edad que As Pontes, reflejan que los eventos transgresivos de aquel

sistema lacustre dieron durante los máximos de excentricidad. Posteriormente, Valero *et al.* (2016) interpretaron que los datos de la Cuenca de As Pontes sugerían un comportamiento opuesto a la del Ebro, ya que las transgresiones lacustres parecían asociarse a los mínimos de excentricidad. Esta interpretación estaba basada en la asunción de que la acumulación de lignitos se produjo en zonas pantanosas durante las fases húmedas de expansión del lago, mientras que los paquetes de terrígenos se depositaron durante las más secas. El estudio de los conjuntos palinológicos de As Pontes pone de manifiesto que, en realidad, los lignitos se acumularon durante las fases relativamente más secas y de menor nivel del agua, lo cual permite conciliar la interpretación de ambas cuencas, que probablemente tuvieron una respuesta similar frente a los ciclos orbitales.

La influencia de la ciclicidad orbital sobre la vegetación se ha registrado en un número muy reducido de estudios palinológicos. Las rocas más antiguas en las que se ha reconocido corresponden a lignitos del Eoceno Medio de la cuenca de Messel, en Alemania (Lenz *et al.*, 2011), donde se reconocieron periodicidades en los cambios de la vegetación en el rango de la precesión y de la oblicuidad. La expresión de los mismos periodos fue detectada sobre la paleovegetación oligocena de la cuenca de Enspel, oeste de Alemania (Herrman, 2007); la del Mioceno Inferior de Rubielos de Mora, España (Jiménez Moreno *et al.*, 2007b); y las del Plioceno de Ptolemais, Grecia (Kloosterboer-van Hoeve *et al.*, 2006), y Camps dels Ninots, España (Jiménez-Moreno *et al.*, 2013).

Los estudios palinológicos en los que se ha invocado la excentricidad orbital como factor controlador de la vegetación son más escasos y se han llevado a cabo exclusivamente en materiales neógenos y cuaternarios. Resulta interesante comparar las distintas respuestas de la vegetación a la influencia orbital en cada uno de ellos. Los estudios de las cuencas de lignitos de Lupoia (Plioceno de Rumanía) y de Megalopolis (Pleistoceno de Grecia), llevados a cabo por Van Vugt *et al.* (2001), coinciden con As Pontes en que las fases húmedas y cálidas se produjeron en los periodos en los que coincidieron máximos de excentricidad con mínimos de precesión. En cambio, a diferencia de As Pontes, en estas cuencas fueron las fases húmedas las que dieron lugar a la acumulación de lignitos. Una posible explicación para esta diferencia fundamental podría ser que, de manera general, el Pleistoceno en Grecia fue una época más seca y fría que el Oligoceno en el NO de la Península Ibérica, lo cual implicó que las condiciones favorables para la acumulación de lignitos durante el Pleistoceno solo se dieran durante las fases de mayor humedad. En este sentido, Van Vugt *et al.* (2001) han señalado la diferente respuesta de cuencas muy próximas

geográfica y cronológicamente a los ciclos orbitales, sugiriendo que esta podría estar relacionada con el tipo de ambiente de sedimentación.

Otras inferencias acerca de las respuestas climáticas como consecuencia de ciclos orbitales sugieren que la combinación de los ciclos de excentricidad, oblicuidad y precesión con amplitudes variables dio lugar a fenómenos diferentes. Así, en varias secciones lacustres/palustres del Mioceno Superior y Plioceno del oeste de Rumanía, Popescu *et al.* (2006a) y Utescher *et al.* (2009b) consideraron que los máximos de excentricidad coincidieron con las etapas más frías y secas y los mínimos con las más cálidas y húmedas, de manera opuesta a lo interpretado en As Pontes. Por otra parte, Utescher *et al.* (2009b) concluyeron, en este caso de un modo similar a lo que ocurrió en As Pontes, que los cambios en el nivel del agua debieron estar controlados por la precesión, coincidiendo las fases húmedas con la expansión lacustre y la sedimentación de materiales siliciclásticos y las secas con la acumulación de lignito. Jiménez Moreno *et al.* (2005) también reconocieron la expresión de ciclos de excentricidad y oblicuidad en los cambios de la paleovegetación del Mioceno Medio de la cuenca panónica (Hungría), llevando a cabo la misma asociación entre fases climáticas y excentricidad que los autores anteriores.

En todos los estudios mencionados en los que los cambios en la vegetación se muestran sensibles a la excentricidad, esta se expresa con periodicidad de corta duración (aproximadamente 105 Ka). As Pontes parece ser una excepción, aunque no se puede descartar que los ciclos 1, 2, 3 y 4 de la parte más basal de la sucesión estén reflejando este tipo de excentricidad. Es posible que un muestreo de mayor resolución permitiera detectar una señal más clara de excentricidad de corta duración, incluso oblicuidad y/o precesión, ya que como hemos indicado anteriormente, aunque de manera más débil, estas señales se expresan igualmente en el registro sedimentario (Valero *et al.*, 2016).

#### 8.4.1.2 Control del clima sobre la vegetación zonal

Las principales evidencias de la influencia climática sobre la vegetación zonal de la Cuenca de As Pontes consisten en la disminución gradual de las abundancias de algunas especies de carácter termófilo a lo largo de toda la sucesión, así como la desaparición progresiva del registro palinológico de una serie de taxones, muchos de ellos de afinidad incierta, aunque presumiblemente de carácter paleotropical (*Polycolpites helmstedtensis*,

*Polypodiaceoisporites marxheimensis*, *Embolanthera*, *Retitricolporites* cf. *irregularis*, *Tricolporopollenites vancampoe*, *T.* cf. *deliberatus*, *Cupanieidites orthoteichus*, *Aglaoreidia pristina*, *Dicolpopollis middendorffii*, *Stephanocolporites* sp. 1, *Tricolporopollenites* sp. 2, *Rutacearumpollenites* spp., *Reevesiapollis triangulus*, *Lythraceapollenites bavaricus*, *Sciadopityspollenites serratus*, *Pentapollenites* spp., *Slovakipollis hippophaëoides*), acompañada de un aumento de la diversidad de géneros arctoterciarios (*Alnus*, *Ostrya*, *Corylus*, *Carpinus*, *Eucommia*, *Liquidambar*, *Pterocarya*, *Zelkova*, *Celtis*, *Platanus*, *Salix*, *Fraxinus* y *Juglans*, *Hedera* y *Lonicera*). La tendencia descendente de los porcentajes de los taxones termófilos ha sido capturada por el ACP, según el cual podemos reunirlos en el grupo 1 (Fig. 8.8). Los dos fenómenos mencionados sugieren una tendencia a largo plazo de descenso continuado de la temperatura desde el Rupeliense hasta el final del Chattense.

La gradualidad de este proceso no se puede interpretar desde el punto de vista de la evolución tectónica de la Cuenca. Esta afectó al espacio de acomodación por subsidencia y condujo a la sedimentación conjunta de las dos cubetas durante la fase de restricción contractiva, en la que se depositó la secuencia  $\alpha$  (Sáez & Cabrera, 2002; Sáez *et al.*, 2003; Santanach *et al.*, 2005). Estos procesos difícilmente pudieron influir en la pérdida de importancia de estos taxones a una escala de millones de años. Varios estudios han mostrado algunos casos que ilustran el efecto de la tectónica sobre la vegetación en cuencas de tamaño medio (Bruch & Mosbrugger, 2002; Mach *et al.*, 2013). De estos se desprende que el ritmo de los cambios es considerablemente más rápido que el observado en As Pontes. Si tenemos en cuenta, además, la naturaleza termófila de los taxones, la explicación más plausible es que este patrón de cambio fuera provocado por un paulatino enfriamiento climático. La tendencia al descenso global de temperaturas a lo largo del Cenozoico ha sido documentada a partir de estudios isotópicos, que indican que esta comenzó en el Eoceno Medio, después del óptimo climático del Eoceno Inferior y estuvo marcada por varias glaciaciones (Zachos *et al.*, 2001; Billups & Schrag, 2002). Una de las de mayor magnitud se produjo en el tránsito Eoceno/Oligoceno (*Oi1*) y supuso el establecimiento permanente del casquete polar antártico (Zachos *et al.*, 2001; Liu *et al.*, 2009; Galeotti *et al.*, 2016), así como uno de los mayores eventos de extinción de fauna y flora de todo el Terciario (Wolfe, 1992; Ivany *et al.*, 2000; Zanzani *et al.*, 2007). La tendencia descendente de las temperaturas continuó durante gran parte del Oligoceno, periodo en el que se han reconocido otras siete glaciaciones de menor magnitud (*Oi1a*, *Oi1b*, *Oi2*, *Oi2\**, *Oi2a*, *Oi2b*, *Oi2c*), además de la que marca el tránsito Oligoceno-Mioceno (*Mi-1*) (Miller *et al.*, 1998; Gradstein *et al.*, 2012).

La disminución de los porcentajes de las especies termófilas de As Pontes se produjo a lo largo de los aproximadamente 7,5 Ma que abarca la sucesión (Fig. 6.14). La duración de este proceso se encuentra dentro del rango de los ciclos paleoambientales y estratigráficos de tercer orden (entre 1 a 10 Ma), los cuales no pueden ser explicados en términos de ciclicidad de Milankovitch. Habitualmente, este tipo de procesos no quedan registrados en series sedimentarias continentales, únicamente lo hacen en ambientes marinos, siendo la base de las secuencias deposicionales (Catuneanu, 2006; Catuneanu *et al.*, 2011). Aunque sus causas son motivo de debate, se suelen relacionar con variaciones eustáticas del nivel del mar a consecuencia de cambios en la velocidad de expansión de los fondos oceánicos, glacio-eustáticas durante los periodos en los que se desarrollaron casquetes polares, o con expansiones y contracciones térmicas de las masas de agua oceánicas (Nichols, 2009). Miller *et al.* (1998) señalaron que desde hace aproximadamente 42 Ma, la variación en el tamaño de los casquetes polares ha sido el factor principal que ha controlado la formación de las secuencias deposicionales. Esto es evidente en el Neógeno, donde se observa que la mayor parte de los límites de secuencia están asociados con los eventos glaciares reconocidos en este periodo (Utescher *et al.*, 2012). Igualmente, se ha mostrado que la evolución a largo plazo de las tendencias climáticas marinas del Neógeno se puede reconocer de manera paralela en registros paleobotánicos continentales (Ivanov *et al.*, 2002; Mosbrugger *et al.*, 2005; Utescher *et al.*, 2009a; Utescher *et al.*, 2012). Esta relación no se ha evidenciado en el Paleógeno, aunque de acuerdo a las conclusiones de Miller *et al.* (1998), es probable que las glaciaciones *Oi2\**, *Oi2a*, *Oi2b*, *Oi2c* y *Mi-1* (asociadas a los límites de las secuencias deposicionales Ru3, Ch1, Ch2, Ch3 y Aq1, respectivamente) estuvieron relacionadas con los cambios experimentados por la paleovegetación de As Pontes (Fig. 10.1).

A pesar de que la disminución de los porcentajes de las especies termófilas es más o menos gradual, dentro de la tendencia descendente se pueden reconocer algunos momentos en los que el descenso es más brusco y afecta a varias especies al mismo tiempo. En estos momentos, podemos sugerir una asociación directa entre la respuesta de la vegetación y las glaciaciones globales reconocidas para el intervalo estudiado (Fig. 10.1). Así, el evento glacial *Oi2\**, de cronología similar a la de la sedimentación de la secuencia K (Gradstein *et al.*, 2012), podría encontrarse relacionado con la pobre preservación de miosporas causada por una regresión del lago, la exposición aérea de los sedimentos y la gran abundancia de *Botryococcus*.

El resto de glaciaciones parecen asociadas a varios de los picos de *Tricolporopollenites villensis* registrados, indicando que la fagácea productora de este polen encontró condiciones favorables para su expansión durante los periodos relativamente más fríos. Esta interpretación resulta novedosa y tiene importantes implicaciones en cuanto al significado paleoclimático de esta especie, que a veces se ha considerado como una señal termófila (Akkiraz *et al.*, 2007; Utescher *et al.*, 2012).

En el tránsito Rupeliense-Chattiense se observa, a partir de la parte superior de H, un descenso importante de *Olapax*, *Reevesia* y *Buxus*. La transición a condiciones más frías marcada por la glaciación *Oi2a* se constata en las secuencias situadas inmediatamente por encima (G, F y E), en las que se producen los primeros registros de *Ostrya* y *Alnus* junto con llamativos aumentos de *Vitis*, *Rhus*, *Acer* y *Decodon*. El evento *Oi2b* afectó en mayor medida a Sapotaceae, Mastixiaceae y, de nuevo, a *Buxus*, lo cual se puede observar en la parte superior de la secuencia E. Por su parte, el enfriamiento *Oi2c* se ve principalmente reflejado en la secuencia  $\alpha$  por un pico de *Vitis*, aunque previamente en A- $\alpha$  se produce un notable descenso de *Platycarya*, Oleaceae, Celastraceae y el último registro de diversos tipos polínicos como *Embolanthera*, *Tricolporopollenites vancampoe* y *Aglaoreidia pristina* (Fig. 10.1). Por último, la glaciación *Mi1*, coincidente con el tránsito Chattiense-Aquitaniense (Oligoceno-Mioceno), afectó a la vegetación provocando la desaparición de Elaeagnaceae, Loranthaceae, una especie de *Reevesia* y las plantas que produjeron *Pentapollenites* y *Monocolpopollenites tranquillus*.

#### 8.4.2 Control tectónico

En una cuenca de origen tectónico como As Pontes, resulta lógico que los procesos de este tipo ejercieran cierto grado de control sobre la vegetación desarrollada sobre la misma y hayan quedado reflejados en los conjuntos palinológicos. En concreto, gran parte del cambio experimentado por la vegetación azonal durante la transición entre CHI y CHS debió ser provocado por la actividad tectónica. Santanach *et al.* (2005) indicaron que la sedimentación de la unidad de terrígenos A- $\alpha$  se produjo durante la fase de inflexión contractiva de la cuenca y supuso el comienzo de la sedimentación conjunta de las dos subcubetas. Este evento debió conducir a un cambio en la configuración de la cuenca que tuvo como consecuencia un mayor drenaje de la misma y, por lo tanto, una retracción lacustre. A partir de este evento, la influencia de la sedimentación clástica se incrementó,

siendo de menor potencia los paquetes de lignito. Como es esperable de un cambio inducido tectónicamente, este produjo una alteración relativamente rápida y, sobre todo, drástica de la vegetación. En cuanto a la duración, basándonos en la datación magnetocronológica de las secuencias situadas por encima y por debajo del paquete de terrígenos A- $\alpha$  (Fig. 2.11), así como en los ciclos de 400 ka que hemos sugerido para este intervalo (Fig. 8.9), podemos estimar que fue de unos 500-600 ka (un ciclo y medio de excentricidad). En cuanto a la magnitud del cambio, podemos deducir que supuso la alteración más notable de la dinámica de la vegetación de la cuenca en 7,5 Ma. Como consecuencia, en las asociaciones palinológicas se aprecia una disminución radical de los taxones asociados a las fases de mayor desarrollo del lago, como Cupressaceae y Nymphaeaceae, registrándose la práctica desaparición de esta última familia. En concreto, *Nupharipollis echinatus* y *Nymphaeapollenites* sp. 2 dejan de estar presentes después de este evento, y especies como *Orapollis potsdamensis* (Alismataceae) y varias gramíneas se detectan con una evidente menor regularidad y abundancia. Por el contrario, se aprecia un aumento significativo de Cyperaceae y *Typha/Sparganium*, asociadas a zonas encharcadas someras, y Myricaceae, asociada al desarrollo de turberas, reflejando la expansión de formaciones vegetales con menores requerimientos hídricos. Al mismo tiempo, el aumento de los porcentajes de *Acer*, *Vitis*, *Rhus* y *Calamus* pone de manifiesto una mayor representación de la vegetación ribereña a partir de la sedimentación de la unidad A- $\alpha$ .

## 9. Reconstrucción paleoclimática

### 9.1 Comparación con el clima actual

Para comparar los valores climáticos obtenidos mediante el método *Coexistence Approach* (CA) con el clima actual de noroeste de la Península Ibérica hemos recurrido a los datos proporcionados por la estación meteorológica de A Capela, situada a unos 6 Km al oeste de As Pontes y que se encuentra en funcionamiento desde Julio de 2005. Estos son accesibles desde la página web del Sistema de Información Agroclimática para el Regadío, dependiente del Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio Ambiente ([www.siar.es](http://www.siar.es)) y corresponden a los valores promedio de los últimos 11 años. Otras estaciones meteorológicas en la zona son la de Boimorto (A coruña) y Castro de Rei (Lugo). Ambas se encuentran a unos 50 km de distancia, están activas desde la misma fecha que la de A Capela y arrojan datos similares a los que hemos considerado. Desde 2006 hasta 2016, la temperatura media anual (MAT) ha sido de 11,74 °C, con un mínimo de 10,73 °C en 2016 y un máximo de 12,40 °C en 2011. La temperatura media del mes más frío (CMT) fue de 7,19 °C, en febrero, y la del más cálido (WMT) de 16,83 °C, en agosto. La precipitación media anual (MAP) se midió en 1.981 mm, con un mínimo de 1.145 mm y un máximo de 2.450 mm. Por su parte, la precipitación media del mes más lluvioso (MPwet) correspondió a 288 mm, en enero, mientras que la del mes más seco (MPdry) y la del más cálido (WMP) coincidieron con 67 mm, en agosto, aunque estos dos últimos parámetros se muestran muy variables de un año a otro.

Considerando en conjunto los rangos climáticos de cada intervalo estudiado (Rupeliense, CHI, CHS y Aquitaniense) estimados mediante el CA (Tabla 9.1), todos los parámetros de temperatura calculados arrojan valores significativamente mayores que los actuales, reflejando un clima claramente más cálido durante el Oligoceno y Mioceno Inferior. Teniendo en cuenta que hoy en día las heladas son escasas (una media de 18,4 días al año) y leves (encontrándose por lo general entre -1 y 0 °C, siendo de -5,2 °C la más baja en los últimos 11 años), podemos asumir la existencia de un clima sin temperaturas bajo cero durante todo el año para el periodo que abarcó la sedimentación de los materiales de la mina de As Pontes. A partir de la diferencia entre los valores de CMT y WMT (=MART) podemos hacernos una idea de la estacionalidad de temperaturas. Esta parece indicar que tuvo un carácter más acusado durante el Oligoceno y el Aquitaniense que la existente a día de hoy.



<b>Edad</b>	<b>MAT</b>	<b>CMT</b>	<b>WMT</b>	<b>MART</b>
Aquitaniense	15,7-20,5	9,6-13,3	24,7-27,9	11,6-15,1
CHS	16,8-18,4	10,6-12,5	27,3-27,9	15,4-16,7
CHI	16,5-18,3	9,6-10,9	27,3-27,9; 24,4-26,6	15,9-16,7
Rupeliense	16,8-18,3	10,6-10,9	27,3-27,9; 24,4-26,6	14,9-16,7
<b>Actual</b>	10,7-12,4	7,19	16,83	9,64

Tabla 9.1: Comparación de los datos climáticos de temperatura calculados mediante el método CA con los actuales de As Pontes. Los rangos de temperatura están expresados en grados centígrados. CHI: parte inferior del Chattiense, CHS: parte superior del Chattiense; MAT: temperatura media anual; CMT: temperatura media del mes más frío; WMT: temperatura media del mes más cálido; MART: diferencia entre WMT y CMT.

El rango de MAP calculado mediante el CA se encuentra por debajo del valor medio de precipitación actual (Tabla 9.2), si bien es cierto que los valores mínimos actuales registrados algunos años se solapan con el margen superior del rango calculado mediante el CA.

En cuanto a los valores de MPwet, MPdry y WMP, el hecho de que la estimación de las precipitaciones mediante CA sea menos precisa que la de las temperaturas (Mosbrugger, 1995), unido a que las cifras actuales de estos parámetros presentan una gran variabilidad temporal y espacial, complica la comparación directa de los datos pasados y presentes. Utescher *et al.* (2014) y Böhme *et al.* (2011) señalaron la existencia de una alta variabilidad local de las precipitaciones que dificulta la estimación de los requerimientos de las especies actuales que, además, únicamente son válidos para los niveles de CO<sub>2</sub> atmosférico de hoy en día, lo cual es un factor que puede aumentar el margen de error en las reconstrucciones de precipitación.

A partir de la diferencia entre los valores de MPwet y MPdry (= MARP) se puede deducir la existencia de una clara estacionalidad de precipitaciones, aunque esta fue menor que la que se produce actualmente. Asimismo, los rangos de MPwet, MPdry y WMP sugieren que, a diferencia de lo que ocurre hoy en día como consecuencia de cierto grado de influencia del clima mediterráneo en la zona, las precipitaciones más bajas no se dieron durante el periodo más cálido del año.

Teniendo en cuenta el conjunto de parámetros calculados y de acuerdo a la clasificación climática de Köppen-Geiger (Peel *et al.*, 2007), el paleoclima de As Pontes

presenta características intermedias entre el tropical con inviernos secos (Aw) y el tropical monzónico (Am).

Edad	MAP	MPwet	MPdry	WMP	MARP
AQ	1.096-1.355	204-236	24-37; 42-64	139-141	173,5-183
CHS	1.096-1.355	208-236	24-37; 42-70	139-141	177,5-180
CHI	1.096-1.278	187-195; 208-236	24-37; 42-56	139-141	160,5-173
RU	1.096-1.278	187-195; 204-236	24-37; 42-45	139-141	160,5-176,5
<b>Actual</b>	1.145-2.450	288	67	67	221

Tabla 9.2: Comparación de los datos climáticos de precipitación calculados mediante el CA con los actuales de As Pontes. Las precipitaciones están expresadas en mm. CHI: parte inferior del Chattiense, CHS: parte superior del Chattiense; MAP: precipitación media anual; MPwet: precipitación media del mes más lluvioso; MPdry: precipitación media del mes más seco; WMP: precipitación media del mes más cálido; MARP: diferencia entre MPwet y MPdry.

## 9.2 Dinámica climática

La manera de interpretar los rangos climáticos obtenidos con el CA es motivo de debate entre los usuarios del método. Algunos autores consideran que todos los valores dentro de un rango son igualmente probables (Pross, *com. pers.*), mientras que otros opinan que el valor medio del rango es el más probable (Utescher, *com. pers.*). Esta última interpretación no ha sido debidamente justificada, aunque su uso se encuentra ampliamente extendido en numerosas publicaciones (Utescher *et al.*, 2009b; Erdei *et al.*, 2012; Akgün *et al.*, 2013), y estaría basada en la menor probabilidad de que las especies vivan cerca de sus límites climáticos.

Si agrupamos las muestras de cada uno de los periodos de tiempo estudiados para calcular los rangos de los siete parámetros climáticos calculados, las diferencias entre estos son muy reducidas (Tablas 9.1 y 9.2). Esta homogeneidad climática se explica por dos motivos. En primer lugar, el CA tiene en cuenta la presencia/ausencia de taxones y no su abundancia relativa, de manera que evalúa la persistencia de elementos paleotropicales en la cuenca a lo largo del tiempo, independientemente de su importancia en la paleovegetación. Así, la disminución gradual de la abundancia de elementos claramente termófilos como *Otaxipollis matthesii* (*Otax*), *Oleoidearumpollenites reticulatus* (*Oleaceae*), *Reevesiapollis reticulatus* (*Reevesia*), *Tricolporopollenites edmundi* (*Mastixiaceae*) y *Sapotaceoidapollenites* spp. (*Sapotaceae*) a lo largo de toda la sucesión, la cual es indicativa

de una transición a condiciones progresivamente más frías, no es interpretada por el método como un cambio significativo de ninguno de los parámetros de temperatura (MAT, CMT, WMT).

En segundo lugar, a pesar de que también se registra la extinción progresiva de especies termófilas, la gran diversidad de estas permite que otras tomen el relevo y definan los límites de los rangos climáticos, manteniéndolos relativamente constantes. Así, por ejemplo, para el cálculo de la MAT, 24 taxones diferentes han marcado los límites de los intervalos (ocho para el límite inferior y 16 para el límite superior). Esto indica que los rangos obtenidos no son dependientes de uno o unos pocos NLRs, sino que se sostienen por una notable variedad de ellos, lo cual, a su vez, pone de manifiesto la robustez de los mismos.

En cuanto a los parámetros de precipitación (MAP, MPwet, MPdry, WMP), presentan rangos más estrechos y se muestran incluso más constantes que los de temperatura. En este caso, el método tampoco ha sido capaz de detectar las alteraciones que indudablemente afectaron de manera determinante el aporte hídrico que recibía la cuenca y, por tanto, las oscilaciones en el nivel del lago comentadas en capítulos anteriores. En este sentido, ha quedado patente que la interpretación de los cambios en la abundancia de los taxones y el conocimiento general de su ecología se han mostrado más útiles que el CA para explicar la variación de las precipitaciones en la cuenca. La principal virtud del CA ha sido, no obstante, la de proporcionar una aproximación cuantitativa a las mismas.

Si consideramos el valor medio de los intervalos climáticos, se aprecian algunas variaciones bruscas en varios niveles, como la de MAT en H-2, H-3, H-7, H-8, F-3, F-4, A-3, A-4, A-8, A $\alpha$ -1 y A $\alpha$ -2. Estas podrían responder a cambios reales de corta duración en el clima, superpuestos a las tendencias generales a largo plazo, como se ha reconocido en el Neógeno (Utescher *et al.*, 2011). Sin embargo, el hecho de que están definidas por la presencia de un único taxón (*Loranthus*) sugiere que deben ser interpretadas con cautela. Por ello, consideramos que la manera más adecuada de interpretar el valor medio de los rangos es teniendo en cuenta los patrones generales (Fig. 9.1). Centrándonos en estos, de nuevo queda reflejada una considerable homogeneidad climática. Sin embargo, en este caso la resolución obtenida es mayor. Para el parámetro MAT, se observa que durante el Rupeliense es habitual que supere los 19 °C, acercándose incluso a los 20 °C. Durante el Chattiense los valores medios de MAT de la gran mayoría de niveles caen por debajo de 19 °C, reflejando el descenso de temperatura que se produjo durante este periodo y que estuvo relacionado

tanto con la disminución de la abundancia de especies paleotropicales como con las extinciones de taxones como *Aglaoreidia pristina*, *Cupanieidites orthoteichus*, tipo *Embolanthera*, *Reevesiapollis triangulus*, *Tricolporopollenites vancampoe*, etc. Algo similar ocurre con la CMT, cuyos valores medios alcanzan los máximos en varios niveles del Rupeliense, en los que se encuentran por encima de los 11 °C, mientras que en el Chattiense tan solo unos pocos niveles superan ligeramente los 10 °C.

Hacia la parte superior del Chattiense, a partir de la secuencia  $\beta$ , y especialmente en la parte superior de  $\delta$ , se vuelven a obtener valores medios de MAT superiores a 19 °C y de CMT por encima de 11 °C, al mismo tiempo que el límite superior de los rangos de ambos parámetros se eleva significativamente. Estos datos sugieren un cambio de tendencia a largo plazo hacia el aumento de temperatura al final del Chattiense que podría estar reflejando un fenómeno global de calentamiento que ha sido confirmado en registros isotópicos marinos considerados como referencia de la evolución climática del Cenozoico (Zachos *et al.*, 2001; Billups & Schrag, 2002) (Fig. 9.1). Tanto la tendencia de enfriamiento de gran parte del Rupeliense y Chattiense como la de aumento de temperaturas durante el final del Chattiense, han sido observadas en reconstrucciones paleoclimáticas mediante CA a partir del estudio de varias macrofloras alemanas (Utescher *et al.*, 2009a). En el tránsito Oligoceno-Mioceno (final de la secuencia  $\delta$  y comienzo de  $\epsilon$ ) registramos un descenso de temperaturas relacionable con la glaciación *Mil*. Los datos disponibles sobre el Aquitaniense no tienen la continuidad necesaria para ser interpretados inequívocamente, aunque se advierte un pico de temperatura en  $\epsilon\phi$ -2, que sugiere que las temperaturas se mantuvieron durante la parte más inferior del mismo, como parece ser la tendencia indicada para este período inmediatamente posterior a la glaciación *Mil* (Sittler, 1967; Zachos *et al.*, 2001; Bozukov *et al.*, 2009).

Durante el proceso de cálculo de los intervalos de coexistencia se ha detectado que *Ephedra* se encuentra recurrentemente fuera del rango en el que todos los demás taxones convivieron. De acuerdo a Utescher *et al.* (2014), estos *outliers* pueden proporcionar una información valiosa para entender cambios en la tolerancia ecológica de las plantas a lo largo del Cenozoico. Por ejemplo, en estudios palinológicos del Neógeno es normal que géneros como *Tetraclinis* y *Sequoia* aparezcan fuera de los rangos de coexistencia de parámetros de precipitación debido a que representan adaptaciones cuaternarias a climas estacionalmente secos. Del mismo modo, Mosbrugger & Utescher (1997) infirieron que algunos taxones relacionables con *Empetrum*, *Scindapsus*, *Parabaena* y Zingiberaceae durante el Neógeno

colonizaron hábitats con condiciones de temperatura y precipitación significativamente diferentes a los actuales.

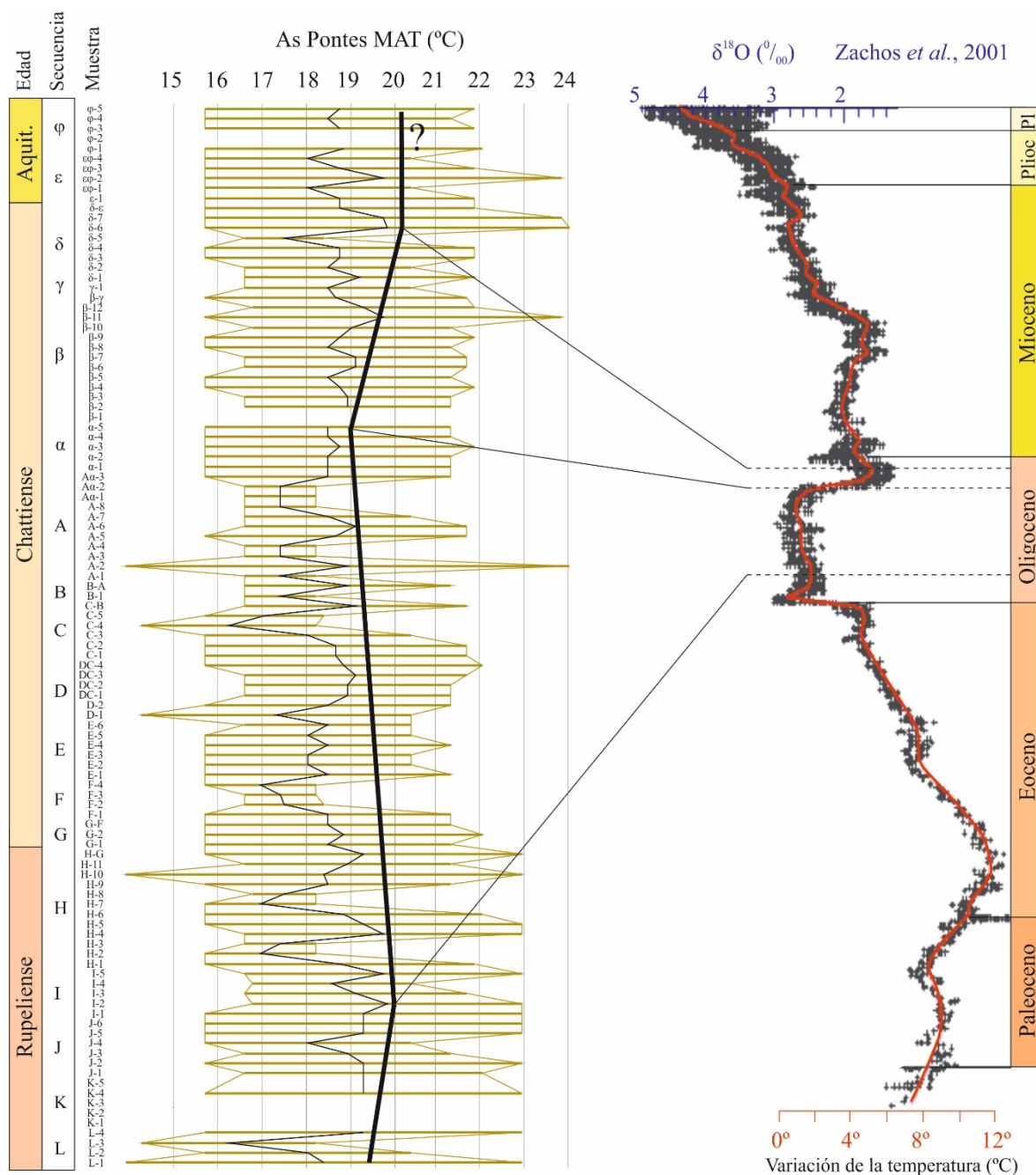


Figura 9.1: Tendencias climáticas inferidas a partir de la reconstrucción de temperaturas de As Pontes y comparación con el registro isotópico marino del Cenozoico.

En los conjuntos palinológicos de As Pontes, la presencia de *Ephedra*, considerado el NLR de *Distachyapites* spp., representa una señal climática de difícil explicación. Este género, que integra especies adaptadas a climas secos, se encuentra fuera del intervalo de

coexistencia definido por todos los demás taxones para los parámetros de precipitación MAP, MPwet y WMP en todos los niveles en los que fue identificado. Esto podría indicar la posibilidad de que durante el Oligoceno algunas especies de *Ephedra* tuvieran unos requerimientos climáticos diferentes a los observados en la actualidad a partir de su área de distribución. Si fuera así, es posible que estas especies no se encontraran asociadas a condiciones de marcada sequedad. No obstante, esta hipótesis nos parece poco probable ya que los granos de polen de tipo efedroide se identifican usualmente en sedimentos mesozoicos, y algunos autores señalan su importancia como indicadores de un cierto grado de aridez (Eisawi & Schrank, 2008; Schrank, 2010). Otra posible explicación sería que el NLR se haya establecido de manera demasiado optimista, debiendo haber sido asignado a la división Gnetophyta. En este caso, los datos climáticos de esta división no se encuentran disponibles en la base de datos *Palaeoflora*, por lo que el género no habría intervenido en los análisis. Por último, es posible que, a pesar de su aparición regular en las muestras, el polen de *Distachyapites* spp. tuviera un origen extra-regional en As Pontes, evidenciando la presencia de diferentes asociaciones mezcladas en las muestras, lo cual podría indicar un mayor grado de sequedad en zonas situadas hacia el interior de la Península Ibérica, de las que provendrían estos granos de polen.

### 9.3 Identificación de análogos climáticos actuales

Como se ha indicado en el subapartado 3.8 del capítulo de metodología, los mapas elaborados para localizar climas actuales análogos al paleoclima de As Pontes se han llevado a cabo empleando los valores de los límites superior e inferior de los rangos de los parámetros del Chattiense [teniendo en cuenta tanto los rangos de la parte basal del Chattiense (CHI) como los de la parte superior (CHS)] (Tabla 9.3), ya que este periodo muestra los mayores valores de riqueza específica y diversidad. En estos se indica la distribución mundial actual de los seis parámetros climáticos analizados. La información se ha obtenido de la base de datos de *WorldClim* (Hijmans *et al.*, 2005), y se muestra en mallas o *grid* de alta resolución en las que el tamaño de celda es de 1 km<sup>2</sup>. Las zonas con valores dentro de los rangos calculados para el Chattiense de As Pontes se representan en color negro (Figs. 9.2–9.7).

<b>MAT</b>	<b>CMT</b>	<b>WMT</b>	<b>MAP</b>	<b>MPwet</b>	<b>MPdry</b>
16,4-18,4	9,6-12,5	24,4-27,9	1.096-1.355	187-236	24-70

Tabla 9.3: Rangos climáticos empleados para la elaboración de los mapas de análogos climáticos actuales con el paleoclima del Chattense de As Pontes.

La MAT estimada para el Chattense de As Pontes caracteriza hoy en día zonas templadas cercanas a los trópicos. El mapa de la Figura 9.2 muestra que las áreas con MAT similar se disponen en dos cinturones latitudinales estrechos. El boreal atraviesa México, Sur de Estados Unidos, sur de España, norte de África y parte del sur de China, mientras que el meridional atraviesa una franja templada de Argentina, Sudáfrica y sur de Australia. Asimismo, el mapa de CMT indica que las regiones con condiciones más semejantes a As Pontes se distribuyen igualmente en dos cinturones, aunque en este caso en latitudes más bajas, atravesando ambos trópicos. Estas zonas se encuentran fuera de los límites de los bosques tropicales lluviosos. El mapa de WMT muestra que los valores de temperatura media del mes más cálido de As Pontes son actualmente característicos de zonas templadas, de manera que podemos considerar que este es el parámetro de temperatura que presenta una menor anomalía respecto al clima actual de As Pontes.

La MAP del Chattense de As Pontes fue relativamente elevada, pero no lo suficiente como para albergar un bosque tropical lluvioso de vegetación perennifolia. Las áreas actuales con MAP similares se encuentran principalmente en los límites de los bosques tropicales lluviosos, en zonas de transición hacia ambientes más secos (Fig. 9.5). A partir de nuestras interpretaciones, hemos concluido que la proporción de vegetación perennifolia fue claramente dominante en As Pontes (Fig. 8.1), aunque las condiciones de precipitación mostradas en la Figura 9.5 confirman que una flora caducifolia debió coexistir bajo la influencia de un cierto grado de estacionalidad de precipitaciones. Por su parte, regiones con condiciones de MPwet similares al Chattense de As Pontes se encuentran en su mayoría concentradas en zonas tropicales lluviosas en los márgenes de los bosques tropicales de África y América del Sur y subtropicales del sur de China y norte de Australia (Fig. 9.6). El mapa de MPdry evidencia que los valores de este parámetro se dan en zonas del planeta con climas muy diferentes, desde tropical hasta polar (Fig. 9.7). El parámetro MPdry se ha mostrado como un importante factor limitante a la hora de encontrar zonas con climas análogos.

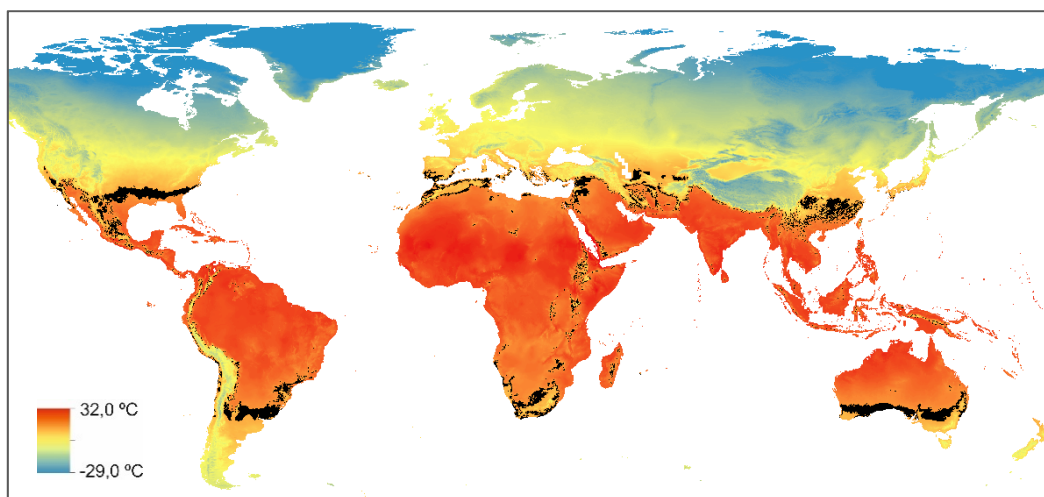


Figura. 9.2: Mapa mundial de temperaturas medias anuales (MAT) y áreas que actualmente presentan valores de MAT dentro del rango calculado para el Chattiense de As Pontes (en negro).

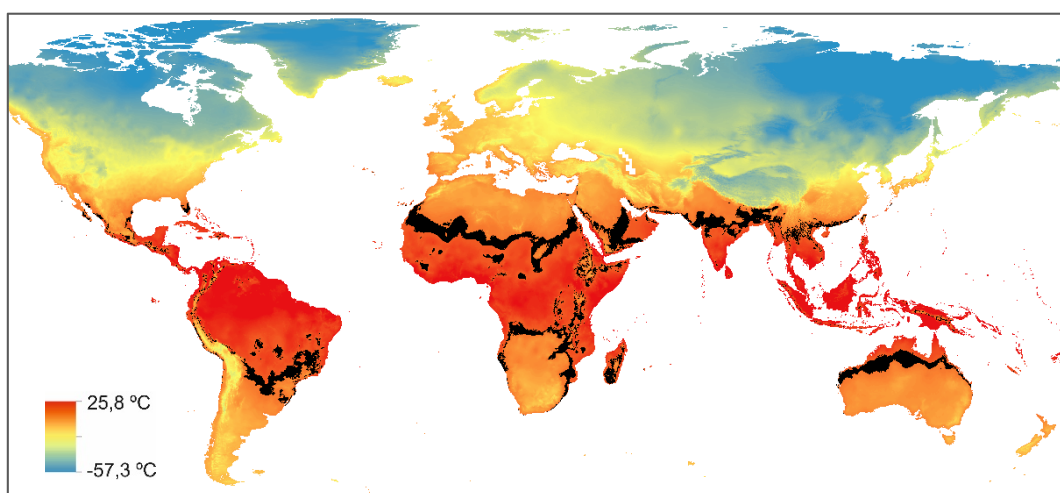


Figura 9.3: Mapa mundial de temperaturas medias del mes más frío (CMT) y áreas que actualmente presentan valores de CMT iguales a los del Chattiense de As Pontes (en negro).

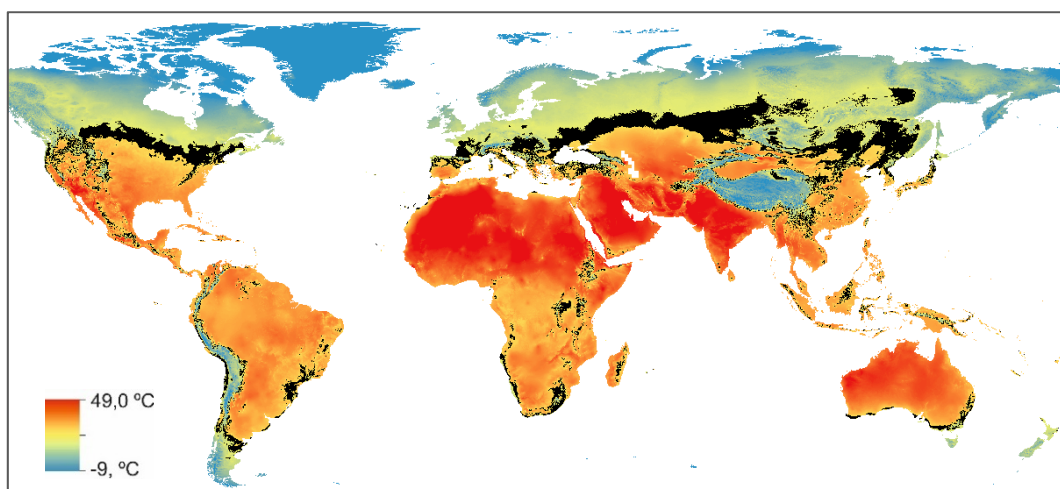


Figura 9.4: Mapa mundial de temperaturas medias del mes más cálido (WMT) y áreas con valores de WMT dentro del rango calculado para el Chattiense de As Pontes (en negro).



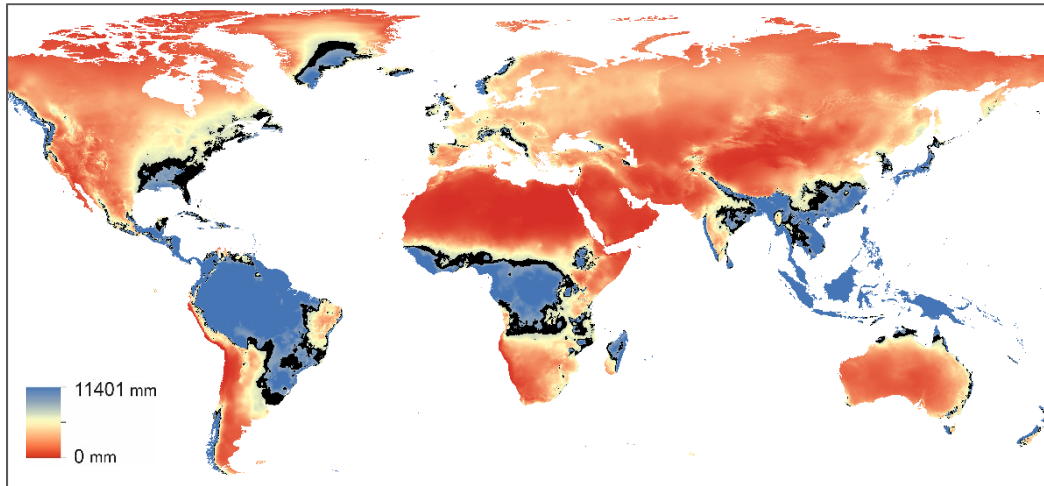


Figura 9.5: Distribución mundial de las precipitaciones medias anuales (MAP) y áreas con valores de este parámetro dentro del rango calculado para el Chattiense de As Pontes (en negro).

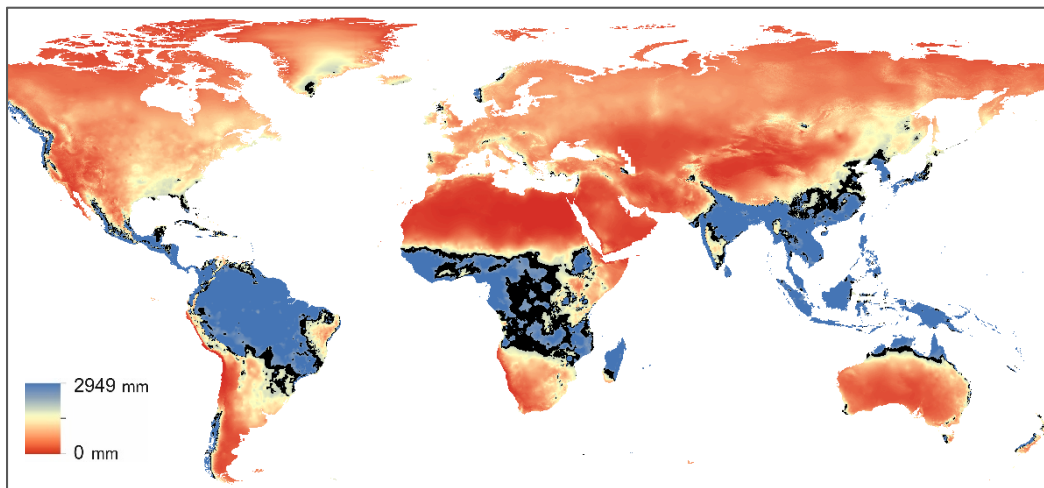


Figura 9.6: Distribución mundial de las precipitaciones medias del mes más húmedo (MPwet) y áreas con valores de este parámetro dentro del rango calculado para el Chattiense de As Pontes (en negro).

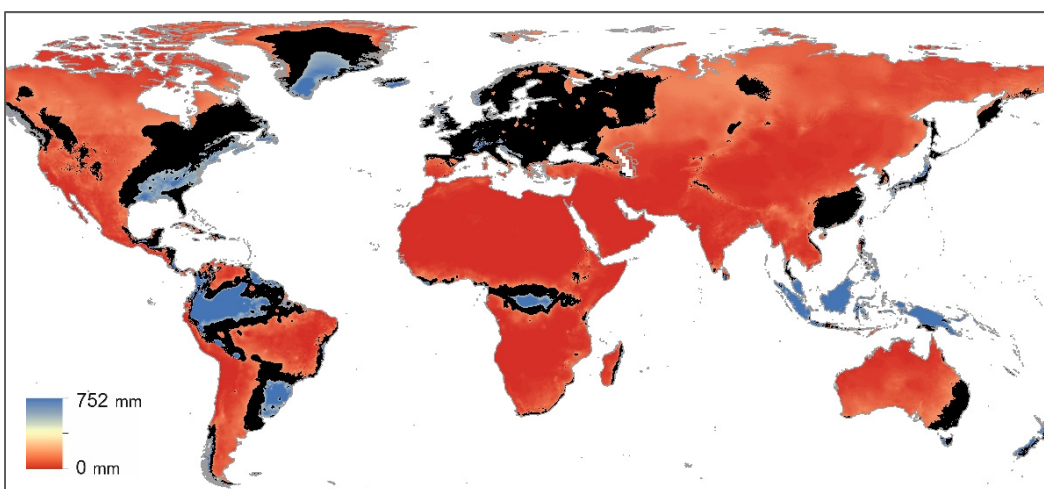


Figura 9.7: Distribución mundial de las precipitaciones medias del mes más seco (MPdry) y áreas con valores de este parámetro dentro del rango calculado para el Chattiense de As Pontes (en negro).

Los mapas elaborados permiten aproximarnos a las causas por las que el clima actual de determinada área no es compatible con el paleoclima de As Pontes. Por ejemplo, podemos señalar que el parámetro climático que presenta una mayor anomalía con respecto a los actuales es el de CMT. Los valores de este durante el Chattiense de As Pontes prácticamente no se dan fuera de los trópicos. En cuanto al resto de parámetros analizados, algunas zonas de Galicia cercanas a As Pontes presentan a día de hoy condiciones de precipitación (MAP, MPwet y MPdry) y de WMT compatibles con el paleoclima de As Pontes durante el Chattiense. En cuanto a la MAT, se da actualmente en zonas no excesivamente alejadas como el sur de Portugal y suroeste de España.

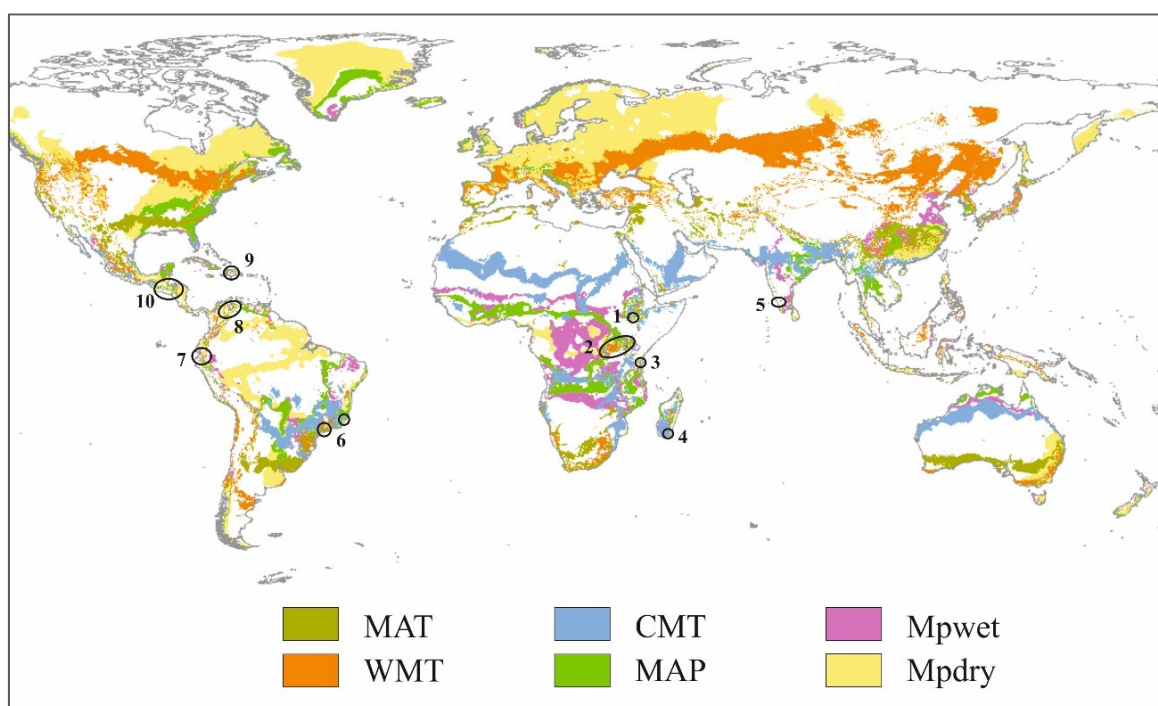


Figura 9.8: Áreas con valores climáticos dentro de los rangos calculados para el Chattiense de As Pontes para los seis parámetros climáticos estudiados y localización de las zonas en las que coinciden todos ellos (análogos climáticos). 1: Montañas próximas a Ghidolie y Derba (Etiopía); 2: Montes Elgon y Kadam (Uganda) y alrededores de la Reserva de Mau (Kenia); 3: Montañas de Usambara (Tanzania); 4: Parque Nacional de Andohahelo (Madagascar); 5: zona montañosa próxima a la reserva forestal Amarambalam (India); 6: inmediaciones de Sao Paulo y Vitória (Brasil); 7: Parque Nacional de Yasuri (Ecuador); 8: Parque Nacional Natural Catatumbo-Barí (Colombia) y Parque Nacional Yacambú (Venezuela); 9: Parque Nacional Armando Bermúdez (República Dominicana); 10: Parque Nacional Montaña de Comayagua (Honduras) y Parque Nacional Sierra de las Minas (Guatemala).

En botánica y paleobotánica es común hablar de floras actuales relictas, que permanecen acantonadas en áreas reducidas como vestigio de un tipo de vegetación que

presentó una distribución más amplia en el pasado. Asimismo, se consideran floras fósiles aquellas que en el presente no tienen análogos en ningún lugar del planeta. Del mismo modo, es posible hablar de climas relictos y climas fósiles relacionados con los dos tipos de flora que acabamos de mencionar (Utescher *et al.*, 2014).

Superponiendo los mapas con las áreas en las que se dan las condiciones de los seis parámetros climáticos estudiados y analizando los puntos del planeta en el que coinciden todas ellas, hemos localizado las regiones con climas análogos al del Chattiense de As Pontes (Fig. 9.8). Todas ellas se sitúan en latitudes tropicales. En concreto, se encuentran en zonas muy específicas de Honduras, Guatemala, República Dominicana, la zona limítrofe entre Colombia y Venezuela, Ecuador, sur de Brasil, sur de Etiopía, Uganda, suroeste de Kenia, Tanzania, sureste de Madagascar y sur de India. La zona con mayor concentración de puntos se encuentra en el este de África (Fig. 9.9). Según nuestros análisis, la suma de todas las zonas con un clima análogo al de As Pontes alcanza una superficie de 1.742 km<sup>2</sup>, lo cual nos da una idea de la escasez de climas similares, que en la actualidad podemos considerar, efectivamente, relictos.

La mayoría de áreas detectadas tienen en común el hecho de encontrarse en zonas montañosas en las que se dan condiciones de humedad que permiten atenuar los efectos de una estación seca más o menos prolongada característica del contexto geográfico en el que se localizan. Esta es la principal razón por la que pueden albergar vegetación forestal perennifolia. En casi todos los enclaves detectados se encuentran parques nacionales o reservas de especial interés ecológico. Cerca del Lago Victoria se localizan dos áreas con climas análogos al del Chattiense de As Pontes. Una de ellas, en el este de Uganda, muy cerca de la frontera con Kenia, alberga un bosque montano perennifolio que cubre un cinturón entre los 2.000 y 3.500 m de altitud en las laderas de dos volcanes inactivos (Monte Elgon y Monte Kadam). *World Wide Fund for Nature* (WWF) ha incluido estos bosques dentro de la ecorregión de selva montana de África oriental, en estado de peligro crítico de conservación. Aquí se desarrollan especies de géneros presentes en As Pontes, como *Olea hochstetteri*, *Celtis africana*, *Diospyros abyssinica*, *Ilex mitis*, *Rhamnus prinoides*, *Maytenus acuminatus*, *Myrica salicifolia*, y varias especies de *Pouteria* y *Rhus* (Hamilton & Perrott, 1981). El clima presenta dos estaciones ligeramente más secas, desde junio a agosto y desde diciembre a marzo.

Otra de estas áreas la encontramos en el suroeste de Kenia, entre la Reserva Nacional de Mau y la de Masai-Mara, en una planicie a entre 2.000 (al norte) y 1.600 m de altitud (al sur). La vegetación en este transecto se encuentra intensamente alterada por actividades agrícolas y ganaderas a ambas orillas del río Mara. En las zonas protegidas se desarrolla un mosaico de vegetación que incluye sabana arbustiva con géneros como *Olea*, *Croton* y *Acacia* y bosques ribereños, pero incluso en estas áreas la interpretación de la vegetación potencial es complicada (Vincens *et al.*, 2006).

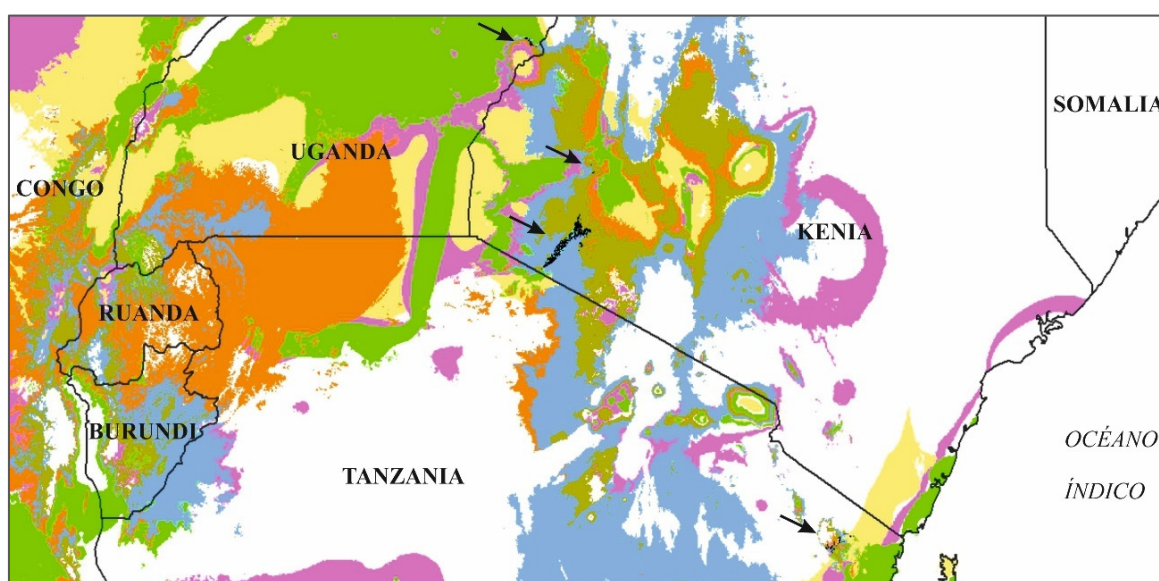


Figura 9.9: Regiones del este de África que muestran actualmente condiciones climáticas compatibles con el paleoclima de As Pontes durante el Chattiense (áreas de puntos negros señaladas con flechas). Los colores representan los mismos parámetros climáticos que se indican en la Figura 9.8.

Las montañas de Usambara, al este de Tanzania, también reúnen unas condiciones climáticas análogas a las del Chattiense de As Pontes. Entre los 1.200 y los 1.800 m de altitud, la vegetación está dominada por bosques tropicales monzónicos con una extraordinaria diversidad y numerosos endemismos. Estos se encuentran mediados por las condiciones climáticas de la región de Tanga, que son más habituales en latitudes similares al oeste de África que en Tanzania (Hamilton & Bensted-Smith, 1989). En esta zona existe un clima con dos picos de lluvias en marzo-mayo y octubre-diciembre. Las montañas se encuentran habitualmente cubiertas de niebla. Entre la flora autóctona destacan una gran cantidad de especies de árboles perennifolios de las familias Cornaceae, Anacardiaceae, Annonaceae, Apocynaceae, Araliaceae, Bignoniaceae, Bombacaceae, Burseraceae,

Icacinaceae, Lauraceae, Meliaceae, Moraceae, Rubiaceae, Rutaceae, Sapotaceae, etc. Entre los géneros identificados en As Pontes, se encuentran *Diospyros*, *Olea*, *Ilex*, *Celtis*, *Alchornea*, *Sapium* y *Pittosporum*.

En el sureste de Madagascar también encontramos áreas con condiciones similares a las del paleoclima de As Pontes. En concreto, nuestro análisis detecta puntos muy específicos que cubren una superficie de apenas 3 km<sup>2</sup> a altitudes de entre 500 y 1.200 m dentro de los límites del Parque Nacional de Andohahela. Esta zona montañosa se caracteriza por poseer una gran variedad de hábitats, por lo que resulta complicado conocer exactamente la vegetación en puntos tan concretos de la región, aunque de manera general el clima es tropical sub-húmedo y la vegetación está dominada por bosques tropicales perennifolios. En estos destacan especies de los géneros *Diospyros*, *Baudouinia*, *Coptosperma* y *Erythroxylum*, entre muchos otros (De Wilde *et al.*, 2012).

La única región asiática en la que hemos detectado análogos climáticos se encuentra en el estado de Kerala, al sur de India. En concreto, podemos señalar áreas montañosas cercanas a la reserva forestal Amarambalam. Aquí, la vegetación consiste en bosques perennifolios que se desarrollan entre los 600 y 1.800 m de altitud (Ranjit Daniels, 1996). En el sureste de China, una de las regiones cuya flora actual se ha comparado habitualmente con la vegetación cenozoica europea (Suc, 1984; Jiménez Moreno *et al.*, 2005), no se ha detectado ningún punto en el que confluyan los valores de los seis parámetros climáticos calculados. Sin embargo, aunque estos no se solapan, se encuentran reunidos en distintos puntos de la provincia de Fujian a menos de 10 km entre sí. Algo similar ocurre en el este de Australia.

En el continente americano, las zonas localizadas están en el sur de Brasil, en las inmediaciones de las ciudades de São Paulo y Vitória, donde existe un clima tropical y vegetación forestal perennifolia. En el sur de Ecuador, podemos señalar diversos espacios dentro del Parque Nacional de Yasuni, a altitudes de entre 1.700 y 3.900 m. En las zonas más elevadas de este territorio, la vegetación dominante corresponde al denominado páramo arbustivo, aunque probablemente las que poseen un clima más similar al que hemos reconstruido sean las que se encuentran cubiertas por un bosque perennifolio montano en el que las especies arbóreas más frecuentes son *Miconia ligustrina* (Melastomataceae), *Weinmannia auriculata* (Cunoniaceae), *Hedyosum cumbalense* (Chloranthaceae), *Myrsine dependens* (Myrsinaceae), *Oreopanax andreanus* (Araliaceae), *Clethra* sp. (Clethraceae) y

*Gaiadendron punctatum* (Loranthaceae) (Rodríguez & Behling, 2017). También en zonas andinas de Colombia próximas al Parque Nacional Natural Catatumbo-Barí y de Venezuela, cercanas al Parque Nacional Yacambú, hallamos climas comparables al del Chattiense gallego. Aquí, de nuevo, la vegetación dominante es forestal y perennifolia.

En Centroamérica hemos localizado climas análogos en Honduras (Parque Nacional Montaña de Comayagua entre 1.000 y 2.200 m), en Guatemala (inmediaciones del Parque Nacional Sierra de las Minas, a altitudes cercanas a las 2.000 m) y en la República Dominicana (Parque Nacional Armando Bermúdez, entre 1.000 y 2.600 m).

#### **9.4 El paleoclima de As Pontes en el contexto europeo**

Desde que el CA fue desarrollado se ha aplicado en centenares de macro y microfloras de Eurasia, la mayor parte de ellas neógenas. Los datos paleoclimáticos del Oligoceno europeo provienen prácticamente en su totalidad de floras del centro y este de Europa (Fig. 9.10). Alcalde Olivares (2013) calculó los parámetros de As Pontes a partir de tres niveles de posición estratigráfica incierta y de conjuntos de palinomorfos de estudios previos donde no se recogía la diversidad total de las asociaciones (Médus, 1965b; Médus, 1965a; Nonn, 1966; Menéndez Amor, 1975). Así pues, esta Tesis proporciona por primera vez datos cuantitativos detallados del Oligoceno de Europa occidental.

Los rangos paleoclimáticos obtenidos a partir de las floras oligocenas europeas reflejan un gradiente climático latitudinal que explica, a grandes rasgos, las diferencias de temperatura en el subcontinente durante el Cenozoico, de una manera parecida a lo que ocurre hoy en día. Algunos autores han indicado que la diferenciación latitudinal del clima cenozoico fue menos acusada que en la actualidad y se manifestó esencialmente a partir del Neógeno (Bruch *et al.*, 2004; Jiménez Moreno & Suc, 2007; Pound *et al.*, 2012). Estudios posteriores han mostrado que esta ya se encontraba presente durante el Oligoceno (Erdei *et al.*, 2012).

Los datos paleoclimáticos de As Pontes presentan una mayor similitud con los de latitudes similares, como los de la cuenca de Boukovo, en Bulgaria (Bozukov *et al.*, 2009) y la cuenca del Ebro (Cervera) (Barrón *et al.*, 2010b), y se diferencian claramente de los obtenidos con floras situadas en el centro-norte de Europa, que presentan unos valores de



MAT y CMT más bajos (Tabla 9.4). En este sentido, confirman la hipótesis de la existencia de un gradiente climático latitudinal durante el Oligoceno.

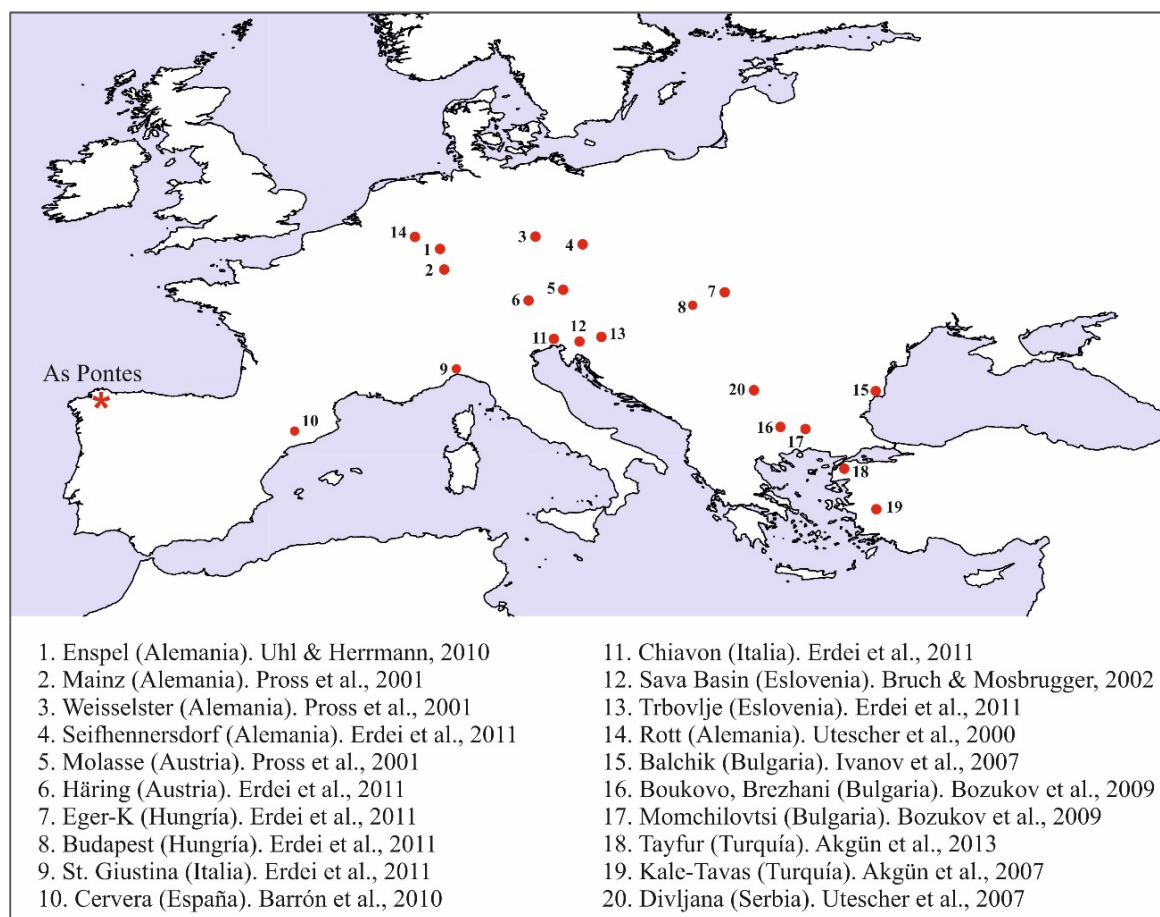


Figura 9.10: Localización de las principales micro y macrofloras oligocenas a partir de las cuales se han llevado a cabo reconstrucciones paleoclimáticas mediante el *Coexistence Approach*.

Cuenca	Edad	MAT	CMT	WMT	MAP	MPdry	MPwet
1. Enspel	Chatt.	15,7-16,6	5,0-7,0	24,7-27,8	1.300-1.355	-	-
2. Mainz	Rupel.	15,7-17,1	6,2-7,5	25,6-26,8	1.096-1.298	-	-
3. Weisselster	Chatt.	14-17	2-6,5	25,8-27	1.100-1.200	-	-
3. Weisselster	Rupel.	15,8-17	4-6	~26,5	1.200	-	-
4. Seifhennersdorf	Rupel.	15,6-15,9	5-5,2	25,7-25,9	1.194-1.213	32-43	167-221
5. Molasse	Rupel.	15,7-17,1	6,2-7,5	25,6-26,8	1.122-1.322	-	-
6. Häring	Rupel.	16,5-18,9	5-12,2	26-28,3	979-1.520	7-38	204-245
7. Eger-K	Rupel.	15,6-21,3	7,7-12,2	24,7-28,2	1.194-1.520	21-38	204-240
8. Budapest	Rupel.	15,6-22,2	7,7-19,8	24,7-28,2	1.194-1.520	21-38	245
9. St. Giustina	Rupel.	16,5-25,5	4,8-21,4	26-28,1	979-1.812	7-38	164-293
10. Cervera	Rupel.	17-18,5	5,6-11,7	27,2-27,8	1255-1355	-	-
11. Chiavon	Rupel.	15,6-25,5	2,2-19,8	24,7-28,9	979-1.520	7-38	164-245

12. Sava	Rupel.	15,7-19,4	6,2-9,2	24,9-27,8	1.122-1.298	21-52	175-180
13. Trbovlje	Rupel.	16,5-25,5	7,7-21,4	24,7-27,9	979-1.812	8-38	204-241
14. Rott	Chatt.	16,5-20,8	5-13,3	26-27,8	843-1.281	43-59	134-195
15. Balchik	Chatt.	15,6-17,2	5,0-7,0	24,7-27,8	740-1.322	-	-
16. Brezhani	Chatt.	16,4-16,5	5,5-10,9	24,7-25,2	1122-1187	32-37	-
16. Boukovo	Rupel.	16,8-18,8	12,2-12,6	27,2-27,9	1122-1355	32-38	-
17. Momchilovtsi	Rupel.	15,9-21,3	12,2-13,3	25,6-28,1	1.360-1.613	32-40	-
18. Tayfur	Rupel. -Chatt.	16,5-21,3	5,5-13,3	27,3-27,9	887-1.623	18-24	204-262
19. Kale-Tavas	Chatt.	16,5-21,1	5,5-13,3	27,3-28,2	1.122-1.355	-	-
20. Divljana	Rupel.	15,6-22,2	5-13,6	24,7-28,9	1.194-1.520	21-38	204-245
*As Pontes (CHS)	Chatt.	16,8-18,4	10,6-12,5	27,3-27,9	1.096-1.355	24-70	208-236
*As Pontes (CHI)	Chatt.	16,5-18,3	9,6-10,9	24,4-27,9	1.096-1.278	24-70	187-236
*As Pontes (Rupel)	Rupel.	16,8-18,3	10,6-10,9	24,4-27,9	1.096-1.278	24-70	187-236

Tabla 9.4: Rangos paleoclimáticos obtenidos a partir de las principales micro y macrofloras oligocenas de Europa con el método *Coexistence Approach*. La numeración delante del nombre de cada cuenca hace referencia a su localización en la Figura 9.10.

Debido a que en varios estudios de las floras oligocenas europeas se han obtenido rangos climáticos excesivamente amplios, como los de St. Giustina, Chiavon y Trbovlje, no resultan directamente comparables con los de As Pontes (Tabla 9.4). Sin embargo, si tenemos en cuenta los valores medios de los mismos, se observan similitudes con los de la cuenca húngara de Eger para todos los parámetros estudiados (Erdei *et al.*, 2012).

En cuanto a las precipitaciones, las diferencias observadas entre las distintas localidades oligocenas europeas son mínimas y se encuentran por debajo del poder de resolución del CA. Los datos confirman la existencia de una llamativa estacionalidad de precipitaciones durante el Oligoceno, aunque no permiten dilucidar la existencia de un gradiente latitudinal para este parámetro climático, como han sugerido algunos autores para el Mioceno (Jiménez Moreno & Suc, 2007; Böhme *et al.*, 2011), el cual sería el responsable de la temprana aparición de xerófitos en el sur de Europa en relación a las zonas situadas más al norte (Bruch *et al.*, 2011). Estos resultados coinciden con los de Erdei *et al.* (2012), que señalaron la existencia de estacionalidad de precipitaciones durante el Rupeliense en distintos puntos del centro y este de Europa, aunque sin un patrón distintivo entre los mismos.

Los resultados obtenidos para el Aquitaniense de As Pontes muestran valores muy similares a los calculados para el mismo periodo en el área de Lisboa (Barrón *et al.*, 2010b).



Otra localidad de edad Aquitaniense en la Península Ibérica en la cual se ha llevado reconstrucción paleoclimática mediante CA es Izarra, en Álava. Aquí, las estimaciones de temperatura fueron ligeramente más bajas, especialmente MAT y CMT.

En el resto de Europa, las localidades aquitanienses en las que se ha empleado el método CA son muy escasas. Son destacables varias microfloras de la mitad norte de Rumanía, que proporcionaron valores de MAT y CMT claramente más bajos que los de As Pontes (Țabără & Chirilă, 2012).

## 10. Bioestratigrafía

### 10.1 Introducción

El uso de la palinología en bioestratigrafía ha estado asociado desde sus inicios a la exploración de hidrocarburos, experimentando un gran auge durante los años sesenta y setenta del siglo XX. En latitudes medias y altas, las zonaciones palinológicas se han llevado a cabo principalmente a partir de quistes de dinoflagelados (Clarke & Verdier, 1967; Bujak *et al.*, 1980; Williams & Bujak, 1985; Stover *et al.*, 1996; Williams *et al.*, 2004). Desde el punto de vista bioestratigráfico, estos organismos presentan varias ventajas con respecto a la flora terrestre. En primer lugar, poseen una distribución considerablemente más amplia y homogénea. Por otra parte, existe un mayor grado de sincronismo en el modo en que se ven afectados por los cambios ambientales producidos en el mar. Como consecuencia, en su registro se detectan variaciones en la abundancia de las distintas especies, así como, extinciones/apariciones que pueden ser correlacionadas a lo largo de áreas muy extensas. Asimismo, las zonaciones basadas en dinoflagelados pueden ser calibradas con las de otros organismos marinos como foraminíferos, nanoplancton calcáreo, amonites (en sedimentos mesozoicos), ostrácodos, etc., y con la estratigrafía secuencial.

A diferencia de las anteriores, las biozonaciones llevadas a cabo con miosporas tienen, en general, una aplicabilidad de carácter local. La variabilidad de condiciones ambientales que ofrece el medio terrestre es superior a la del marino, incluyendo mayores diferencias de temperatura, condiciones edafológicas, gradientes de humedad ambiental, barreras geográficas, además de tratarse de un entorno en el que la capacidad de desplazamiento es más limitada. Como resultado, en el registro fósil, las apariciones y extinciones de las miosporas son diacrónicas.

A pesar de ello, las miosporas en latitudes tropicales tienen un importante papel en el establecimiento de zonaciones en materiales mesozoicos y cenozoicos, tanto en Sudamérica (González-Guzmán, 1967; Jaramillo, 1999; Pardo-Trujillo & Roche, 2009; Jaramillo *et al.*, 2011), como en África (Legoux, 1978; Salard-Cheboldaeff, 1990; Bankole *et al.*, 2014; Willumsen *et al.*, 2014) y en el sudeste asiático (Germeraad *et al.*, 1968; Morley, 1996).

En Europa y Asia Menor, varios autores han propuesto zonaciones basadas en miosporas a partir del estudio de distintas secciones del Cenozoico. En particular, son reseñables las del Paleógeno y Neógeno de Alemania (Krutzsch, 1962c, 1966b; Krutzsch &

Mejewski, 1967; Krutzsch, 1968), el Paleógeno de Francia (Châteauneuf, 1980; Sittler, 1984; Ollivier-Pierre *et al.*, 1987), el Neógeno de Polonia (Ziemińska-Tworzydło & Ważyńska, 1981; Piwocki & Ziemińska-Tworzydło, 1997) y el Oligoceno y Neógeno de Turquía (Benda, 1971; Benda & Meulenkamp, 1990). Todas ellas son esencialmente aplicables en las regiones en las que fueron descritas.

Baltuille *et al.* (1992) trataron de correlacionar las biozonas reconocidas en Turquía con distintas secciones con contenido palinológico del Oligoceno y Neógeno de España. Entre ellas, estudiaron cuatro muestras de la Cuenca de As Pontes, y concluyeron que se correspondían con la transición entre las asociaciones (biozonas) *Kurbalik* y *Kale* definidas en Turquía. La primera se caracteriza por la abundancia de *Quercoidites microhenrici*, *Cyrillaceaepollenites exactus*, *Myricipites coryphaeus/rurensis* y *Emmapollis emmaensis*, mientras que la segunda lo hace por la profusión de *Cyrillaceaepollenites* spp., *Tricolporopollenites villensis*, *Araliaceopollenites euphorii* y diversas formas relacionables con *Castanea* (Benda, 1971). Esto les permitió asignar los sedimentos estudiados al Chattense?-?Aquitaniense. De acuerdo a los autores citados, el elevado porcentaje de los taxones mencionados excluía la posibilidad de una edad más reciente que el Aquitaniense. Aunque desconocemos la posición estratigráfica de las muestras de As Pontes que se analizaron, podemos asumir que la aplicación de la biozonación del este del Mediterráneo proporcionó una datación relativamente satisfactoria, teniendo en cuenta que se realizó antes del primer estudio magnetocronológico de la cuenca llevado a cabo por Huerta (1996a).

## 10.2 Palinoestratigrafía de la cuenca As Pontes

En las figuras 6.3–6.13 se ha representado la distribución estratigráfica de todos los taxones identificados en esta Tesis Doctoral. Para seleccionar los que tienen un mayor interés bioestratigráfico hemos considerado que los cambios en los porcentajes de las miosporas, así como los primeros y últimos registros, pueden reflejar diferentes circunstancias. Las principales se indican a continuación:

- Procesos evolutivos experimentados por las plantas
- Fenómenos de migración a nivel local
- Cambios de sedimentación (facies)
- Respuesta de la vegetación a variaciones ambientales

Las apariciones de nuevas especies de miosporas en el registro palinológico como resultado del desarrollo evolutivo de las plantas son casos excepcionales, y para su detección se requieren estudios que abarquen una amplia área geográfica y un periodo de tiempo dilatado (Germeraad *et al.*, 1968). Ninguno de los primeros registros reconocidos en As Pontes puede ser atribuido a este tipo de procesos.

Por otra parte, algunas especies vegetales pueden desaparecer de una zona determinada y quedar acantonadas en otras a causa de aspectos microclimáticos, como se ha puesto de manifiesto en el Plioceno y Cuaternario ibérico al identificarse áreas de refugio de diversas especies (Carrión *et al.*, 2003; Postigo-Mijarra *et al.*, 2010). En los conjuntos palinológicos, estas migraciones locales pueden quedar registradas como últimas apariciones. En As Pontes es probable que varios últimos registros estén reflejando fenómenos de este tipo, como el de *Chenopodipollis* spp., *Disanthus*, *Graminidites* spp. y *Platycaryapollenites platycaryoides*. Todos estos taxones se han encontrado en materiales más recientes en otras regiones (Gaudant *et al.*, 2015; Barrón *et al.*, 2016), por lo que es posible que su desaparición en la cuenca tan solo tuviera implicaciones a escala local.

En cuanto a las variaciones en las abundancias de las especies que aparecen asociadas a cambios de facies, generalmente tienen escaso valor bioestratigráfico. En As Pontes esto se pone de manifiesto en las modificaciones experimentadas por la vegetación azonal. Las bruscas oscilaciones en los porcentajes de *Cyrillaceaepollenites* spp., *Myricipites* spp., *Cupressacites* spp., *Nymphaeapollenites* spp., etc., se encuentran ligadas a la sedimentación de arcillas y a la acumulación de lignitos, que son dependientes del nivel hídrico del lago. Por lo tanto, es posible que estos patrones no puedan reconocerse más allá de los límites de la cuenca y ni siquiera tengan una utilidad local.

Por lo anteriormente expuesto, las especies más adecuadas para establecer una biozonación que tenga el máximo alcance posible, formaron parte de la vegetación climatófila o zonal. Como hemos explicado en el subapartado 8.4.1.2 esta fue sensible a los principales cambios climáticos globales que se produjeron durante el lapso de tiempo estudiado. Sin embargo, muchos de los taxones zonales deben ser descartados como biomarcadores debido a que se encuentran presentes a lo largo de toda la sucesión y no muestran un patrón de variación reconocible, como por ejemplo *Momipites* spp., *Verrutricolporites irregularis*, *Ericipites ericius*, *Ulmipollenites stillatus*, *Quercoidites microhenrici*, *Pseudospinaepollis pseudospinosus* y *Plicatopollis hungaricus*, entre otras.

De manera opuesta, otras se han identificado tan solo de manera puntual y su escasa representación también las invalida, como es el caso de *Punctilongisulcites* sp. 1, *Nagyipollis* spp., *Lonicerapollis* spp., *Arecipites papillosus*, *Tubulifloridites macroechinatus*, *Liliacidites crassisulcatus* y *Lythraceapollenites striatus*.

Las únicas miosporas que marcan con precisión el Oligoceno en Europa son *Aglaoreidia cyclops* y *Boehlensipollis hohli*. La primera presenta su primer registro en el Luteciense y el último en el Chattiense, y parece tener una distribución que abarca Eurasia, Norteamérica y Oceanía (Kruttsch, 1963a; Sánchez Botero *et al.*, 2013). La segunda se encuentra restringida al Oligoceno (Sittler & Schuler, 1975). En As Pontes hemos identificado *Aglaoreidia pristina*, descrita en sedimentos del Priaboniense de Inglaterra (Fowler, 1971). Se trata de la primera cita de esta especie en Europa fuera de Inglaterra, y su presencia sugiere un rango estratigráfico similar al de *A. cyclops*. Además, hemos encontrado un grano de polen que hemos atribuido a *Boehlensipollis* cf. *hohli*.

El análisis de los rangos estratigráficos de los taxones identificados en As Pontes nos permite proponer el dato de último registro de *Polycopites helmstedtensis* y *Triporopollenites robustus* como eventos marcadores del Oligoceno de Europa. En particular, en este estudio ambas aparecen por última vez en el Chattiense. Concretamente, *P. helmstedtensis* deja de estar presente en el comienzo del citado período (secuencia D). Apoyando el último registro de esta especie en el Oligoceno, en Francia se ha identificado hasta el Rupeliense (Schuler, 1990). En la sucesión estudiada, el rango estratigráfico de *T. robustus* termina en  $\beta$ -7, confirmando la desaparición de esta especie durante el Chattiense, que ya había sido documentado en otras regiones de Europa, como Polonia y Turquía (Ziemińska-Tworzydło, 1974; Akgün *et al.*, 2007).

Hemos identificado un conjunto de elementos comunes a la mayor parte de floras oligocenas, tanto del centro como del sur de Europa, que permiten, de una manera poco precisa, una datación aproximada y la correlación entre ellas. Entre los más representativos se encuentran *Tricolporopollenites villensis*, *Dicolpopollis kockelii*, *Reevesiapollis reticulatus*, *Slovakipollis hippophaëoides*, *Pentapollenites* spp., *Corrugatisporites* spp. y *Saxosporis* spp. Si bien el rango estratigráfico de estas especies no está restringido al Oligoceno, el hecho de coexistir y mostrar en este periodo sus mayores abundancias relativas, caracteriza las microfloras continentales oligocenas (Kruttsch, 1961a; Gorin,

1975; Roche & Schuler, 1976; Hochuli, 1978; Roche, 1978; Châteauneuf, 1980; Bruch, 1998; Schuler *et al.*, 2002; Akkiraz & Akgün, 2005; Bati & Sancay, 2007; Herrman, 2007).

El rango de otro grupo de especies identificadas en As Pontes varía de unas regiones a otras de Europa, indicando una desaparición diacrónica de las mismas. Por ejemplo, el registro de *Tricolporopollenites vancampoe* termina en el límite Eoceno-Oligoceno en la Cuenca de París (Châteauneuf, 1980), mientras que en la zona de estudio aparece regularmente en el Rupeliense y CHI. Estas diferencias parecen reflejar un gradiente latitudinal de temperaturas. De un modo similar, *Tricolporopollenites villensis* se considera en Polonia un buen marcador para separar las floras paleógenas de las neógenas (Stuchlik *et al.*, 2014). Sin embargo, si bien presenta porcentajes menores que en el resto de la sucesión, esta especie se encuentra presente en varios niveles del Aquitaniense en As Pontes. Este tipo de distribución geográfica durante el Oligoceno también se ha puesto de manifiesto en especies de dinoflagelados. En el Mar del Norte y en la zona del Tethys estos dieron lugar a nuevas especies, o se extinguieron diacrónicamente a lo largo de este periodo (Pross *et al.*, 2010).

Para que una biozonación tenga el mayor alcance posible es de gran importancia poder integrarla en el ámbito marino, en el que son reconocibles los principales eventos climáticos globales que pueden permitir una correlación con áreas alejadas paleogeográficamente (Suc & Bessedik, 1981). Por esta razón, nos hemos basado en las alteraciones de la vegetación que fueron producidas por las glaciaciones oligocenas reconocidas a partir de registros isotópicos marinos (Gradstein *et al.*, 2012) (Fig. 10.1). Las zonas que proponemos y los principales bioeventos que las definen se describen a continuación:

### *Zona 1*

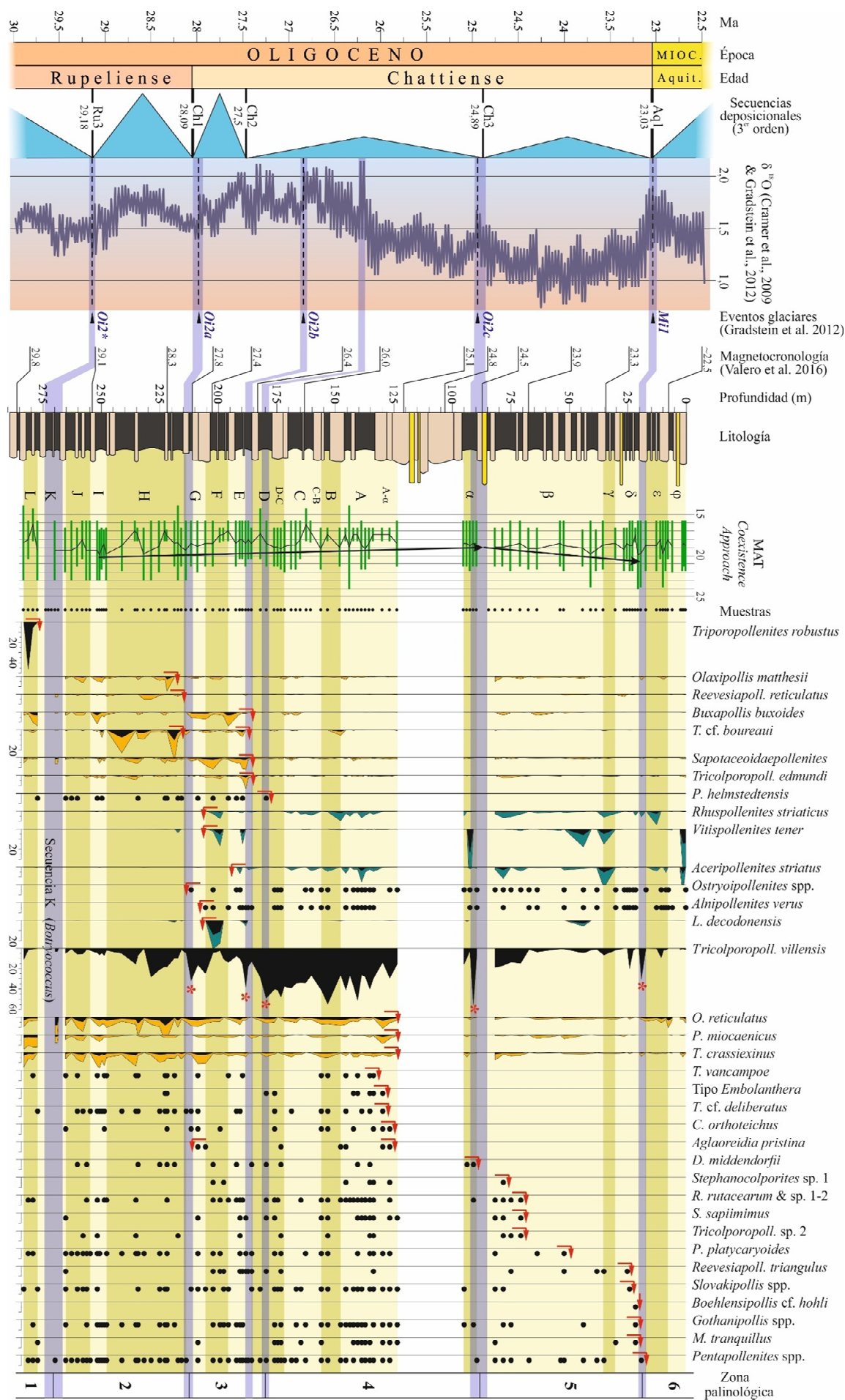
Se encuentra caracterizada por la abundante presencia de *Tripoporopollenites robustus* y se circunscribe únicamente a la secuencia L, que corresponde a los sedimentos rupelienses de mayor edad de la cuenca. El límite superior de esta zona coincide con la secuencia K, que presenta una pobre preservación y tan solo contiene *Botryococcus* en cantidades abundantes. En capítulos anteriores hemos sugerido una posible relación de este hecho con una retracción lacustre y exposición aérea de los sedimentos, que a su vez podemos tentativamente asociar, teniendo en cuenta la magnetocronología de las secuencias situadas por encima y por debajo (Valero *et al.*, 2016), con la glaciación Oi2\* y el límite de secuencia Ru3, datado en 29,18

Ma (Gradstein *et al.*, 2012) (Fig. 10.1). Este enfriamiento debió tener un efecto significativo sobre la planta que generó los granos de polen de *T. robustus*, que tan solo aparecen de manera muy puntual en los niveles situados por encima de L.

## Zona 2

Esta zona se extiende desde el límite con la anterior, en la secuencia K, hasta el tránsito Rupeliense-Chattiense, en el cual la vegetación experimentó una serie de cambios que probablemente estuvieron relacionados con la glaciación *Oi2a* y el límite de secuencia Ch1, datado en 28,09 Ma. Según la magnetocronología de As Pontes, esta edad corresponde aproximadamente a la secuencia de lignito-terrágenos G. En esta encontramos el último registro consistente (en más de cuatro niveles consecutivos) de *Reevesiapollis reticulatus* y un descenso significativo de la abundancia de *Olaxipollis matthesii* y *Tetracolporopollenites* cf. *boureaui*. Los niveles en los que estas especies son comunes (1-5%) o abundantes (5-25%) se concentran en esta biozona. Asimismo, esta parte de la sucesión es la que presenta mayores porcentajes de taxones termófilos, como *Oleoidearumpollenites reticulatus*, *Tricolporopollenites crassiexinus* y *Platycaryapollenites miocaenicus*. Como consecuencia, el *Coexistence Approach* (CA) proporciona los valores más altos de temperatura media anual (MAT), que registra una tendencia descendente a partir de esta zona (Fig. 10.1). El límite superior está marcado por un pico de *Tricolporopollenites villensis*, que supera por primera vez el 30% del contenido palinológico en el nivel G-1.

↓ Figura 10.1: Zonación palinológica de la Cuenca de As Pontes. Se indican los bioeventos que definen cada una de las biozonas, la reconstrucción de la temperatura media anual calculada mediante el *Coexistence Approach* y la correlación con las glaciaciones oligocenas reconocidas a partir del registro isotópico marino. ↗: Último registro (ver texto para diferenciar últimos registros de último registro común y último registro abundante); ↘: Primer registro (ver texto para conocer si se trata de primer registro, primer registro común o primer registro abundante; ➡: Presencia con valor bioestratigráfico en una única muestra; ✱: Picos de máxima abundancia de *Tricolporopollenites villensis* coincidentes con los límites entre biozonas y correlacionables con las glaciaciones oligocenas; *T.* cf. *boureaui* = *Tetracolporopollenites* cf. *boureaui*; *P.* *helmstedtensis* = *Polycolpites helmstedtensis*; *L.* *decodonensis* = *Lythraceapollenites decodonensis*; *O.* *reticulatus* = *Oleoidearumpollenites reticulatus*; *P.* *miocaenicus* = *Platycaryapollenites miocaenicus*; *T.* *crassiexinus* = *Tricolporopollenites crassiexinus*; *T.* *vancampoe* = *Tricolporopollenites vancampoe*; *T.* cf. *deliberatus* = *Tricolporopollenites* cf. *deliberatus*; *C.* *orthoteichus* = *Cupanieidites orthoteichus*; *D.* *middendorfii* = *Dicolporopollenites middendorfii*; *R.* *rutacearum* = *Rutacearumpollenites rutacearum*; *S.* *sapiimimus* = *Scabratricolporites sapiimimus*; *P.* *platycaryoides* = *Platycaryapollenites platycaryoides*; *M.* *tranquillus* = *Monocolporopollenites tranquillus*.





### Zona 3

Diferentes bioeventos definen nítidamente esta zona. El límite inferior lo marcan los primeros registros de *Ostryoipollenites* spp., *Anipollenites verus* y *Aglaoreidia pristina*. Esta última especie se encuentra restringida a CHI. Durante el comienzo del Chattense, de manera inmediatamente posterior a la sedimentación de la secuencia G, se produjo un aumento significativo de taxones mayoritariamente arcoterciarios que hemos considerado como bioeventos distintivos de esta zona. Así, podemos señalar el primer registro con porcentajes de 1-5% (común) de *Rhuspollenites striaticus* (en F-2) y *Aceripollenites striatus* (en E-2), y el de *Lythraceapollenites decodonensis* (en F-1) y *Vitisipollenites tener* (en F-2) con una presencia del 5-25% (abundante). Estos cambios están reflejando una tendencia a condiciones más frías en la zona como resultado de la glaciación Oi2a. Esta se ve reflejada en la tendencia descendente de MAT (Fig. 10.1).

La notable disminución de los porcentajes de las especies termófilas *T. cf. boureaui*, *Buxapollis buxoides*, *Sapotaceoidapollenites* spp. y *Tricolporopollenites edmundi* es un suceso definitorio de la parte superior de la zona 3. Estas no vuelven a presentar porcentajes por encima del 1% en los niveles situados por encima de la secuencia E. Estas modificaciones de la vegetación estuvieron probablemente relacionadas con la glaciación Oi2b. Adicionalmente, el límite superior de esta zona está determinado por el último registro de *Polycolpites helmstedtensis*, el cual coincide con un nuevo pico de *T. villensis*, que supera por primera vez el 49% en el nivel D-2, y marca el inicio de la dominancia de esta especie en la vegetación durante CHI. Estos hechos parecen hallarse relacionados por un enfriamiento ocurrido de manera posterior a Oi2b (Fig. 10.1).

### Zona 4

Se extiende desde el límite con la zona 3 hasta el nivel estéril  $\beta$ -1. Inmediatamente por debajo, *T. villensis* alcanza en  $\alpha$ -4 su porcentaje más elevado en toda la sucesión (55,4%). A partir de este nivel no vuelve a ser dominante (>25%) hasta  $\delta$ -7. Otros acontecimientos destacables son los últimos registros de *Tricolporopollenites vancampoe*, *Embolanthera*, *Tricolporopollenites cf. deliberatus*, *Cupanieidites orthoteichus*, *Aglaoreidia pristina* y *Dicolporopollenites middendorfii*, así como un descenso significativo de los porcentajes de *Oleoidearumpollenites reticulatus*, *Platycaryapollenites miocaenicus* y *T. crassiexinus*. Las dos últimas especies presentan su último registro con abundancias por encima del 1% en la

parte superior de esta biozona. Es probable que todos estos cambios estén asociados a la glaciación *Oi2c* y al límite de secuencia deposicional Ch3, datado en 24,89 Ma, aunque se dan ligeras discrepancias entre la cronología de estos fenómenos y la datación magnetoestratigráfica de la cuenca (Fig. 10.1).

La estimación de MAT en esta biozona sigue reflejando un descenso de temperaturas, a pesar de que, de acuerdo al registro isotópico marino, la tendencia ascendente del final del Chattiene ya había comenzado.

### Zona 5

Abarca los niveles situados entre la parte basal de la secuencia  $\alpha$  y el tránsito Oligoceno-Mioceno, todos ellos en CHS. A lo largo de esta biozona detectamos una tendencia ascendente de MAT que refleja de manera precisa el mismo patrón reconocido en el registro isotópico marino. En esta encontramos los últimos registros de *Stephanocolporites* sp. 1, *Rutacearumpollenites rutacearum*, *R.* sp. 1, *R.* sp. 2, *Tricolporopollenites* sp. 2 y *Platycaryapollenites platycaryoides*. Hacia su límite superior se reconocen los de *Reevesiapollis triangulus*, *Slovakipollis* spp., *Boehlensipollis* cf. *hohli*, *Gothanipollis* spp., *Monocolpopollenites tranquillus* y *Pentapollenites* spp., este último coincidente con el último pico de *T. villensis*, que alcanza una abundancia del 30,6% en  $\delta$ -7. Estas extinciones se encuentran probablemente relacionadas con la glaciación *Mil* y el límite de secuencia deposicional Aq1, datado en 23,03 Ma, lo cual nos permite sugerir que estos niveles representan la transición Oligoceno-Mioceno.

### Zona 6

Abarca el intervalo Aquitaniense de la sucesión, en el cual no encontramos ningún primer ni último registro. La parte inferior está marcada por el límite con la zona 5. El límite superior no podemos determinarlo debido a la limitada representación del Aquitaniense en la serie sedimentaria.

La zonación palinoestratigráfica que se propone en esta Tesis doctoral debería ser de utilidad a la hora de correlacionar y datar las cuencas oligocenas gallegas, especialmente las

situadas en la misma falla de As Pontes y en la cercana de Meirama. Este aspecto deberá ser confirmado en estudios posteriores. Además, el hecho de cubrir aproximadamente 7,5 Ma de sedimentación continua, su preciso control magnetocronológico, extraordinaria diversidad taxonómica y el hecho de poder correlacionarse con fenómenos climáticos globales, dotan a la biozonación expuesta de un extraordinario potencial para ser empleada como referencia para el Oligoceno continental de Europa suroccidental.

## 11. Paleobiogeografía

### 11.1 Introducción

Para situar las asociaciones palinológicas de As Pontes en su contexto paleobiogeográfico, es necesario esbozar brevemente la evolución de la flora en el Reino Holártico durante el Cenozoico. Esta región fue descrita por Takhtajan (1986) y se corresponde aproximadamente con los territorios del Hemisferio Norte situados por encima de la latitud 30° N. En esta provincia florística se desarrollaron las floras Arctoterciaria y Paleotropical. El concepto de ambas fue introducido por Engler (1882) y, posteriormente, ampliado por otros autores (Chaney, 1959; Mai, 1991, 1995) para definir las geofloras o regiones en las que se originaron ambos tipos de flora.

El elemento Arctoterciario es el conjunto de plantas mesófilas que actualmente dominan los bosques templados del Hemisferio Norte, tanto de Europa, como de Asia y Norteamérica. Esta flora se desarrolló durante el Cretácico Superior y el comienzo del Cenozoico en la Zona Boreal, que abarcó las actuales regiones de Groenlandia, la Península Escandinava, Siberia, Alaska y el norte de Canadá. El origen geográfico preciso de la misma es motivo de debate, aunque generalmente se acepta que se produjo en latitudes por encima de los 50° (Wolfe, 1981; Mai, 1991; Grímsson *et al.*, 2015). Para describirla, Engler se basó en la flora paleógena ártica estudiada en primer lugar por Heer (1868–1883), y revisada después por varios autores (Boulter & Kvaček, 1989; Kvaček *et al.*, 1994; Manchester, 1999). En ella se describieron numerosas especies de *Acer*, *Betula*, *Carpinus*, *Corylus*, *Castanea*, *Fagus*, *Quercus* y *Ulmus*, entre otros.

Por su parte, el elemento Paleotropical se desarrolló durante la misma época a lo largo de un cinturón latitudinal en la zona del Tethys, situado inmediatamente al sur de la Zona Boreal (Mai, 1991). Estuvo integrado por géneros perennifolios de hoja ancha que actualmente tienen una distribución tropical o subtropical, entre los que podemos señalar a las familias Mastixiaceae, Olacaceae, Theaceae, Sabiaceae, Saurauiaceae, Pentaphylacaceae y Symplocaceae, entre muchas otras. Esta geoflora experimentó su máximo desarrollo y diversificación durante el óptimo climático del Eoceno Inferior. Hoy en día, los bosques de la laurisilva macaronésica se consideran relictos de este tipo de vegetación (Siegmar-Walter, 2002).

Como resultado de la tendencia gradual de enfriamiento a lo largo del Cenozoico, la zona de transición entre las geofloras Paleotropical y Arctoterciaria se fue desplazando hacia el sur. Como consecuencia, en los registros paleobotánicos de latitudes por debajo de los 50° y de materiales posteriores al Eoceno, se detecta una sustitución progresiva de elementos característicos de la primera por otros del segundo tipo de flora (Collinson, 1992; Wolfe, 1992; Knobloch *et al.*, 1993; Jiménez Moreno, 2006; Utescher *et al.*, 2007; Bozukov *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2010b).

Teniendo en cuenta este contexto, el Oligoceno es un periodo clave para inferir los cambios paleofitogeográficos expuestos. Para aproximarnos a estos aspectos, hemos realizado una comparación de nuestras asociaciones con otras de edad oligocena. A pesar de que existen datos de más de 40 localidades europeas (Fig. 11.1), buena parte de los estudios no reflejan las abundancias relativas ni la distribución estratigráfica precisa de los taxones, lo cual dificulta esta tarea. Finalmente, el Aquitaniense, que se encuentra escasamente representado en As Pontes, se coteja con otros estudios del subcontinente.

Un análisis general de las floras del Oligoceno de Europa situadas entre las latitudes 55° y 35° (Fig. 11.1), pone de manifiesto que la vegetación fue relativamente homogénea durante este período. En las asociaciones aparecen una serie de elementos comunes entre los que destacan, por su abundancia o regularidad con la que son encontrados, *Dicolpopollis kockelii* (*Calamus*), *Tricolporopollenites villensis* (Fagaceae), *Momipites* spp. (*Engelhardia*), *Plicatopollis hungaricus* (Juglandaceae), *Monocolpopollenites tranquillus* (Arecaceae), *Slovakipollis hippophaëoides* (Elaeagnaceae), *Cyrillaceapollenites* spp. (Cyrillaceae) y *Emmapollis* spp. (Chloranthaceae). Boulter (1984) señaló que esta aparente homogeneidad podría tratarse en realidad de una interpretación basada en un sesgo tafonómico, ya que gran parte de las micro y macrofloras oligocenas fueron conservadas en lignitos. Mosbrugger (1995) indicó que, en tales rocas, los taxones paleotropicales (perennifolios) son más abundantes que en sedimentos clásticos, ya que la persistencia foliar es, en parte, una adaptación a medios oligotróficos como las turberas. Este tipo de efectos debe tenerse en consideración, ya que puede deformar parcialmente nuestra perspectiva de las floras oligocenas. Sin embargo, diversos estudios llevados a cabo sobre materiales no estrictamente carbonosos muestran una composición taxonómica comparable (Gorin, 1975; Châteauneuf & Nury, 1995; Pross *et al.*, 2001; Bruch & Mosbrugger, 2002), apoyando la idea de una flora relativamente homogénea extendida por gran parte de Europa. Además, este estudio ha puesto de manifiesto que taxones frecuentes en el Oligoceno europeo, como

*Tricolporopollenites villensis*, *Cupuliferoipollenites oviformis*, *Oloxipollis matthesii*, *Tricolporopollenites edmundi*, *Reevesiapollis* spp., *Sapotaceoideaepollenites* spp., etc., se relacionan con plantas que no se encontraban estrechamente ligadas a los medios azonales, por lo que su presencia no está determinada por el ambiente de sedimentación.

Las principales características distintivas de la flora de As Pontes pueden ser explicadas por su localización paleogeográfica (subapartado 2.2, Fig. 2.3). En primer lugar, se diferencia de las de latitudes más elevadas de Europa por la proporción de elementos arctoterciarios y por el momento en que estos se integraron en la vegetación (Collinson, 1992; Utescher *et al.*, 2007; Bozukov *et al.*, 2009). En segundo, existe una importante diferencia entre las asociaciones de As Pontes y las más cercanas al Tethys (cuenca del Ebro, sur de Francia, Bulgaria y Turquía) en cuanto a la proporción de xerófitos (Sancay, 2005; Bozukov *et al.*, 2009; Ménouret *et al.*, 2015). De este modo, As Pontes posee características únicas, ya que presenta una mayor persistencia de elementos paleotropicales con respecto a las floras situadas en el centro y norte. Además, con respecto a las floras del sur de Europa, es la única que experimentó una marcada influencia atlántica, de manera que la representación de elementos herbáceos indicadores de cierto grado de aridez es insignificante. Es posible que estos aspectos estén relacionados con su extraordinaria riqueza específica comparada con la de otros lignitos paleógenos europeos, considerando esta como el número de especies identificadas en cada nivel (Roche, 1965; Bruch, 1998; Kovar-Eder, 1998; Worobiec, 2009; Akkiraz *et al.*, 2012).

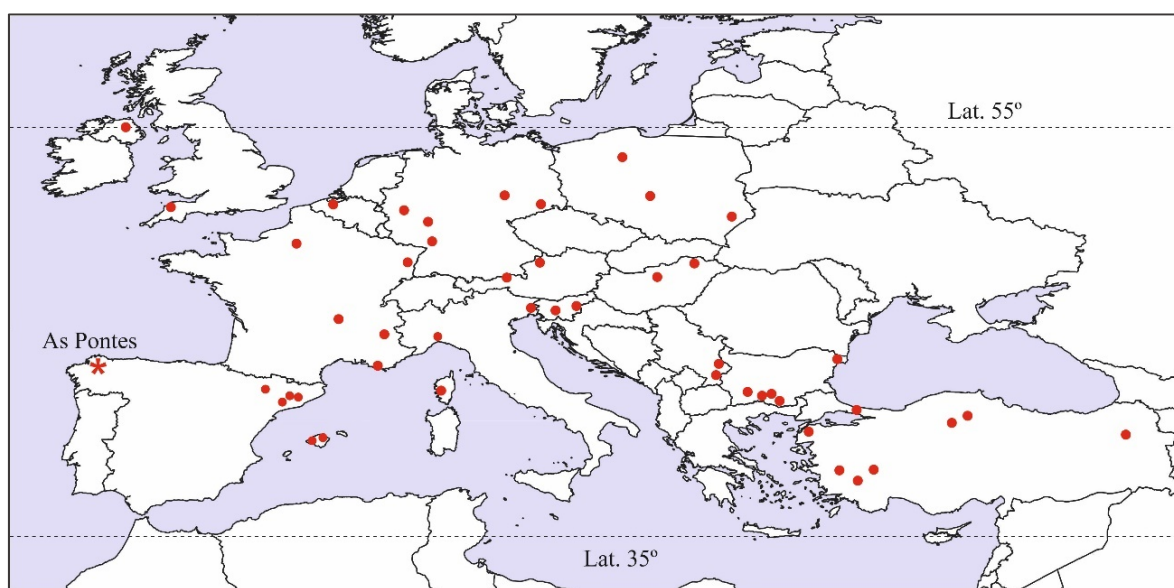


Figura 11.1: Localización de las principales micro y macrofloras de origen continental del Oligoceno europeo.

## 11.2 Floras del Rupeliense europeo

Durante este periodo, la proporción de elementos arctoterciarios fue muy baja en todas las floras europeas. A pesar de ello, las localidades del Rupeliense del centro y norte de este subcontinente muestran porcentajes ligeramente superiores a los de Galicia. Así, en Bélgica se identifican *Corylus* y *Pterocarya* desde el comienzo de este periodo. Además, *Alnus*, *Carpinus* y *Tilia* se encuentran presentes de manera frecuente durante el Rupeliense tardío en Bélgica e Inglaterra (Roche, 1978; Boulter & Craig, 1979; Roche & Schuler, 1979). En Polonia y Austria, otros géneros arctoterciarios como *Betula* y *Platanus* se registran regularmente (Hochuli, 1978; Gedl *et al.*, 2016), no habiendo sido encontrados hasta el límite Rupeliense-Chattiense en As Pontes. En las cuencas alemanas de Mainz, Haselbach y Brandenburgo los porcentajes de elementos arctoterciarios son incluso superiores a los paleotropicales, encontrándose dominados por *Betula*, *Carya*, *Carpinus*, *Liquidambar* y *Pterocarya* (Collinson, 1992; Mai, 1998; Pross *et al.*, 2001; Kvaček *et al.*, 2007). También *Acer*, *Alnus* y *Platanus* se identifican comúnmente.

Estos datos contrastan con los de nuestro estudio, en donde *Betula*, *Corylus*, *Platanus* y *Pterocarya* no aparecen hasta el final de este periodo, cerca del límite con el Chattiense, mientras que *Alnus* y *Carpinus* no lo hacen hasta el comienzo del Chattiense. Además, una vez registrados, su presencia siempre es esporádica. Estos datos reflejan la llegada de algunos taxones arctoterciarios a la Península Ibérica. Algunos de estos son relevantes en la flora actual como *Alnus*, *Acer*, *Betula*, *Celtis*, *Corylus*, *Salix* y *Vitis*. Asimismo, también registra las citas más tempranas de otros géneros mesófilos que se extinguieron durante el Cuaternario en Europa occidental, pero que aún se mantienen en su parte oriental y en Asia, como *Eucommia*, *Pterocarya* y *Ostrya*, ausentes de la Península desde el Pleistoceno; *Platanus*, que desapareció durante el Holoceno (Postigo-Mijarra *et al.*, 2009); y otros como *Carpinus*, que sobrevive exclusivamente en algunos puntos de los Pirineos (López González, 2002).

De entre todos los taxones arctoterciarios identificados en As Pontes, *Ulmus* es, con diferencia, el mejor representado. Sus porcentajes son incluso más elevados en el tramo rupeliense de la sucesión, el periodo en el que se han inferido las temperaturas más altas (secuencias L a G, Figs. 6.14 y 9.1). Estos datos indican que los olmos fueron pioneros a la hora de introducirse en la flora ibérica, y ya se encontraban asentados en ella hace 30 Ma. En este sentido, cabe destacar que los primeros taxones arctoterciarios en la Península se

identifican en materiales del Eoceno Superior de la cuenca del Ebro (Cavagnetto & Anadón, 1996).

En el Rupeliense del sur de Francia y de Serbia, ambas regiones con una latitud similar a As Pontes, *Betula*, *Acer* y *Carpinus* raramente aparecen (Châteauneuf & Nury, 1995; Utescher *et al.*, 2007). Aquí los taxones más abundantes son Cupressaceae, Arecaceae, Hamamelidaceae, Sapotaceae, Cyrillaceae, Myricaceae, Araliaceae, Rhamnaceae, *Pseudospinaepollis pseudospinosus*, *Plicatopollis hungaricus* y Oleaceae (Gorin, 1975; Châteauneuf & Nury, 1995; Ménouret *et al.*, 2015), mostrando una mayor similitud con los conjuntos palinológicos estudiados.

En la Península Ibérica, los datos paleobotánicos del Rupeliense son muy escasos y proceden del estudio de pocas muestras. En la Cuenca del Ebro, los depósitos de edad Eoceno Medio-Oligoceno Inferior de Sarral y Santa Coloma de Queralt (Tarragona) fueron estudiados palinológicamente por Cavagnetto & Guinet (1994) y Cavagnetto & Anadón (1996). Estos autores documentaron un descenso significativo de taxones paleotropicales en el Rupeliense, respecto a los materiales priabonienses (Eoceno superior) de las formaciones Pira y Rocafort de Queralt, que afloran en los alrededores. A pesar de ello, registraron un buen número de elementos termófilos que también se encuentran en As Pontes, como *Lygodium*, *Alchornea*, *Calamus*, *Diospyros*, *Reevesia*, Chloranthaceae, Cyrillaceae y Sapotaceae, aunque la diversidad y el peso de estos en las asociaciones fue menor (Cavagnetto, 2002). Los resultados de Sarral también difieren de los de As Pontes por la presencia más importante de granos de polen de pino, que alcanza entre el 60 y 90% de las asociaciones. Además, los mismos autores interpretaron que existió cierto grado de aridez en la Cuenca del Ebro, a partir de la presencia importante de *Albizia*, *Acacia* (Mimosoideae), *Mahonia* (Berberidaceae) y *Ephedra*, así como de la diversidad de herbáceas como *Phlomis*, *Linum*, Plumbaginaceae, Poaceae, Caryophyllaceae, Dipsaceae, Portulacaceae y Valerianaceae. Estos taxones se encuentran ausentes o en muy bajas proporciones en As Pontes.

Un escueto análisis palinológico de los lignitos de Calaf (Barcelona), de edad similar a los materiales de Sarral, reveló un conjunto palinológico dominado por esporas de *Lygodium* y angiospermas termófilas como *Engelhardia*, *Myrica*, Arecaceae, Oleaceae y Sapotaceae (Solé de Porta & de Porta, 1979). Al igual que en As Pontes, los géneros arctoterciarios son minoritarios. Entre los que se identificaron, *Betula*, *Carya*, *Corylus*, *Tilia* y *Ulmus* se han hallado también en el Rupeliense de Galicia. En cambio, *Alnus*, *Carpinus*,



*Juglans*, *Fraxinus* y *Salix*, presentes en Calaf, no aparecen en As Pontes hasta el Chattense. Las gimnospermas son escasas en estas asociaciones, lo que sugiere que su abundancia en Sarral posiblemente tenga un carácter local.

La macroflora rupeliense mejor estudiada de la Península Ibérica es la de Cervera (Lleida), procedente de diferentes niveles de margas en los alrededores de esta localidad. Esta presenta importantes afinidades con la microflora de As Pontes. Así, los géneros mesófilos se encuentran escasamente representados. Entre los pocos presentes se encuentran Salicaceae, Ulmaceae, *Celtis* y *Juglans*, siendo el 85% de los géneros identificados de origen paleotropical. Estos también dominan numéricamente las asociaciones. Los taxones mejor representados son, por este orden, Lauraceae, Myricaceae, Fagaceae y *Ailanthus* (Simaroubaceae) (Sanz de Siria, 1992, 1994, 1996). Las principales comunidades vegetales inferidas a partir de la macroflora de Cervera corresponden a bosques perennifolios de carácter tropical o subtropical en los que dominan las familias mencionadas, además de Celastraceae, Fabaceae, Myrtaceae, etc.; comunidades ripícolas con presencia de *Acrostichum*, *Goniopteris*, *Myrica* y *Salix*; hidrófitas propias de zonas lacustres con presencia de *Potamogeton*, *Nymphaea* y *Typha*; y bosques montanos en los que se situaron los escasos elementos mesófilos junto a *Engelhardia*, *Ilex*, diversas especies de la familia Lauraceae, etc. (Sanz de Siria, 1996). Estos medios son comparables a los inferidos en este estudio, aunque Lauraceae no se encuentra presente en los conjuntos palinológicos, posiblemente debido a un sesgo tafonómico. Sin embargo, una quinta comunidad vegetal representada en Cervera por los géneros *Acacia*, *Bumelia*, *Caesalipinia*, *Cassia*, *Mimosa*, *Paullinia*, *Sapindus* y *Zizyphus*, diferencia claramente las asociaciones de la Cuenca del Ebro de las de As Pontes. Estas plantas, características de bosques tropicales secos, indican condiciones de aridez similares a las inferidas en Sarral. Esta interpretación es, en líneas generales, extensible a la macroflora de Peguera (Mallorca), procedente de un afloramiento de la Formación Cala Blanca próximo a esta localidad y de edad Rupeliense final (Álvarez Ramis & Ramos Guerrero, 1986). Posiblemente, la mayor humedad de As Pontes se explique por una marcada influencia atlántica. Las asociaciones del Tethys están indicando, ya desde el Rupeliense, una mayor estacionalidad y, quizás, un periodo estival con menos precipitaciones.

### 11.3 Asociaciones del Chattense de Europa

El gradiente paleobiogeográfico que existió durante el Rupeliense continuó en el Chattense. En As Pontes se produjo un notable incremento en la diversidad y abundancia de taxones arctoterciarios, principalmente *Carya* y *Acer*, pero la vegetación se mantuvo dominada ampliamente por especies paleotropicales. Esto la diferencia claramente de las floras centroeuropeas, que muestran, en general, una mayor representación de elementos arctoterciarios. Así, los conjuntos palinológicos del Chattense de Irlanda del Norte se encuentran dominados numéricamente por géneros de climas templados (Wilkinson *et al.*, 1980; Fitzgerald, 1999). En la cuenca alemana de Enspel se documentaron altos porcentajes de *Ulmus*, *Carya*, *Carpinus*, *Quercus*, *Tilia*, *Juglans*, *Carpinus*, *Fagus*, *Alnus*, *Salix* y *Fraxinus*, evidenciando la existencia de una vegetación característica de zonas templadas, la cual comenzó a parecerse a la actual en estas mismas regiones (Herrman, 2007; Uhl & Herrmann, 2010). Incluso en floras más meridionales, resultan llamativos los altos porcentajes de especies arctoterciarias durante este período. Por ejemplo, en Bulgaria, si bien la presencia de especies perennifolias fue mayor que en Alemania, las plantas mesófilas también adquirieron más importancia que en Galicia, siendo los géneros mejor representados: *Alnus*, *Carya*, *Corylus*, *Fraxinus*, *Liquidambar*, *Pterocarya*, *Quercus*, *Salix* y *Ulmus* (Ivanov *et al.*, 2007b; Bozukov *et al.*, 2009). En el sur de Francia (incluida Córcega), se puso de manifiesto un aumento de taxones como *Carya*, *Acer*, *Betula*, *Carpinus*, *Ulmus*, *Eucommia*, *Alnus*, *Pterocarya* y *Salix* (Schuler *et al.*, 2002), acompañados por una regresión de los elementos más termófilos, lo que sugiere que los Pirineos constituyeron una importante barrera biogeográfica en el Oligoceno. *Alnus* pudo penetrar hacia latitudes meridionales con mayor facilidad en Europa oriental que en la parte occidental. El polen de aliso es abundante en varias cuencas del noroeste de Turquía (Akgün *et al.*, 2013; Demirtaş *et al.*, 2015), mientras que en la Península Ibérica solo se detecta en altos porcentajes a partir del Mioceno Inferior (Barrón *et al.*, 2006b; Barrón *et al.*, 2006a).

Uno de los aspectos más destacables del Chattense desde el punto de vista paleobiogeográfico es la persistencia de elementos paleotropicales en el sur de Europa, respecto a las localidades del centro y norte. Este patrón se encuentra ejemplificado en las asociaciones estudiadas por la presencia de varias especies como *Tricolporopollenites vancampoe* y *Scabratricolporites sapiimimus*, que desaparecieron de la cuenca de París y Hungría en el Eoceno Superior (Kedves, 1964; Châteauneuf, 1980) persistiendo en As Pontes hasta el Chattense. Hasta el momento, esta es la única cita de estas especies en

sedimentos de esta edad. Algo similar ocurre con *Slovakipollis hippophaëoides*, *Aglaoreidia* y *Pentapollenites*. Estos taxones dejan de registrarse en Francia, Alemania y Polonia durante el límite Rupeliense-Chattiense (Gorin, 1975; Châteauneuf, 1980; Schuler, 1990; Châteauneuf & Nury, 1995; Mai, 1998; Stuchlik *et al.*, 2014), pero sobrevivieron durante buena parte del Chattiense en As Pontes.

En varias microfloras de cuencas cercanas al Mar del Tethys se ha documentado una señal xerofítica durante el Chattiense. Châteauneuf & Nury (1995) y Ménouret *et al.* (2015) registraron Amaranthaceae, Cistaceae, Plumbaginaceae y Poaceae de forma relativamente común en el Mediterráneo francés, cerca de Marsella. En Córcega, esta interpretación se evidencia por la diversidad de herbáceas, entre las que destacan Amaranthaceae, Asteraceae y Poaceae, que alcanzan el 20% del contenido palinológico, además de por la presencia de Mimosoideae (Schuler *et al.*, 2002). En los yacimientos mallorquines de Son Ferragut y Puig d'en Bou dominan numéricamente los macrorrestos de taxones herbáceos y, además, se han encontrado fósiles de Mimosoideae y *Sapindus* (Ramos-Guerrero & Álvarez-Ramis, 1989–1990). Los xerófitos también cobran cierta importancia en Serbia y en el oeste y este de Turquía (Sancay, 2005; Utescher *et al.*, 2007). Las familias mencionadas aparecen raramente en la sucesión de As Pontes, indicando una importante diferencia en la composición florística de estas regiones.

#### 11.4 El Aquitaniense

Varios estudios han reconocido un periodo de breve calentamiento general que se produjo de manera inmediatamente posterior a la glaciación del límite Oligoceno-Mioceno (*Mil*) (Sittler, 1967; Wolfe, 1992; Zachos *et al.*, 2001). Este evento interrumpió temporalmente la progresión hacia el sur de los taxones característicos de zonas templadas, como se ha evidenciado en Bulgaria (Bozukov *et al.*, 2009). A pesar de la escasa representación del Aquitaniense en la sucesión de As Pontes, parece claro que las secuencias  $\epsilon$  y  $\phi$  reflejan este proceso, siendo comparable al de las mencionadas localidades del sudeste europeo. En este sentido es destacable el aumento de Oleaceae en estas secuencias (Fig. 6.14).

El descenso de temperaturas continuó posteriormente durante el resto del Aquitaniense en toda Europa. Varios autores han constatado la merma en la abundancia de sapotáceas y cyrilláceas junto con un aumento en la representación de *Carya*, *Tsuga*, *Betula*, *Alnus* y

*Ulmus*, entre otros, en Francia, Alemania, Eslovaquia y España (Châteauneuf, 1972; Bessedik, 1984; Barrón *et al.*, 2006b). Estos acontecimientos no están registrados en nuestro estudio, indicando que los primeros 500 ka del Aquitaniense, en los que las temperaturas fueron relativamente elevadas, la presencia de los taxones mencionados continuó siendo limitada. En cambio, sí podemos inferir la persistencia de determinadas especies con respecto a floras situadas en latitudes más septentrionales. Así, *Tricolporopollenites villensis*, que tiene su último registro en Polonia en el límite Oligoceno-Mioceno, sigue apareciendo de manera regular en el Aquitaniense gallego, al igual que *Emmapollis* (Chloranthaceae), que desapareció durante el mismo tránsito en Polonia y Alemania (Stuchlik *et al.*, 2014).

En la Península Ibérica, las floras aquitanienses han sido poco estudiadas. Los datos más destacables proceden de la micro y macroflora de la Cuenca de Izarra (Álava) (Barrón *et al.*, 2006b). Esta presenta porcentajes elevados de Cupresaceae (Taxodioideae), Amaranthaceae, Poaceae, *Alnus*, *Carya* y *Myrica*. La abundancia de plantas mesófilas y herbáceas indicadoras de espacios abiertos diferencia claramente estas asociaciones de las de As Pontes.

### 11.5 El Oligoceno en Asia y Norteamérica

Los datos paleopalinológicos del Oligoceno de Asia y Norteamérica son escasos. Leopold *et al.* (1992) señalaron que, durante el Rupeliense, en la parte más occidental de Rusia, la vegetación estuvo dominada por bosques planocaducifolios con una presencia significativa de elementos perennifolios subtropicales. Durante el mismo periodo, los mismos autores describieron un gradiente latitudinal a lo largo de la cuenca del Río Ob. En la parte siberiana de la misma, la flora estuvo constituida por especies arctoterciarias y pinos. En la parte media, los géneros dominantes fueron *Quercus*, *Fagus* y *Castanea*, aumentando la presencia de elementos subtropicales, mientras que en la parte más meridional, en Kazajistán, la vegetación estuvo constituida por una mayor proporción de árboles subtropicales. En esta última región, al igual que en el oeste de China, los taxones herbáceos adaptados a condiciones de aridez cobraron gran importancia. Este tipo de distribución de la vegetación parece comparable al descrito para las diferentes latitudes de Europa, aunque al no disponerse de información taxonómica más precisa de las floras rusas resultan difícilmente comparables a la de As Pontes.

En China, tan solo se han estudiado cinco macrofloras y un número menor de microfloras oligocenas (Hong & Blackmore, 2015), algunas de ellas en latitudes por debajo de los 30°. Estas se vieron menos afectadas por las variaciones climáticas y, por tanto, presentan escaso interés para estudiar la evolución de las geofloras Arctoterciaria y Paleotropical en el Hemisferio Norte (Herman *et al.*, 2017). Las asociaciones estudiadas han puesto de manifiesto que la vegetación del noreste de China (provincias de Jilin y Liaoning, latitud 40-45°), estuvo dominada por árboles mesófilos, algunos pertenecientes a géneros presentes también en As Pontes y el resto de Europa, como *Betula*, *Carpinus*, *Celtis*, *Salix* y *Quercus*; y otros más característicos del este asiático como *Cercidiphyllum*, *Cinnamomum* y *Hamamelis*. Entre los elementos paleotropicales destaca la presencia de *Trochodendron* (Hong & Blackmore, 2015). Esta composición muestra una diversidad taxonómica y un tipo de vegetación claramente diferente al de As Pontes. La proporción de árboles mesófilos es más comparable a la de latitudes similares en Europa que a la de este estudio, aunque sería deseable disponer de un control cronológico más preciso para poder esclarecer diferencias entre el Oligoceno inferior y superior asiáticos.

En Norteamérica, la tendencia general de la vegetación es comparable a la descrita en Europa, aunque los datos paleobotánicos sugieren una migración más temprana de los elementos arctoterciarios hacia el sur. Así, diversos estudios palinológicos han mostrado que taxones como *Aesculus*, *Alnus*, *Betula*, *Carya*, *Eucommia*, *Juglans*, *Pterocarya*, *Ulmus*, *Salix*, etc., ya se encontraban presentes en la flora durante el Eoceno Superior, algunos de manera común, incluso en regiones del sur de Estados Unidos, como Mississippi y Alabama (Frederiksen, 1980). En el tránsito Eoceno-Oligoceno, diversas floras del sur de Estados Unidos muestran un aumento en el porcentaje de polen de fagáceas (Frederiksen, 1988). En As Pones, un evento comparable podría haberse producido al final del Rupeliense y, especialmente, en el Chattiense, si consideramos el incremento de los porcentajes de *Tricolporopollenites villensis*. Durante el Rupeliense, en Oregón y Colorado, en latitudes similares a las de As Pontes (35°–45°), los elementos arctoterciarios dominaban la vegetación (Leopold *et al.*, 1992; Wolfe, 1992). Esta aparente mayor tasa de penetración de la flora Arctoterciaria en Norteamérica podría ser debida a la disposición norte-sur de las principales cadenas montañosas en este continente o, quizás, a la existencia de un clima más frío.

## 12. Conclusiones

Tras el estudio paleopalinológico de los materiales del Oligoceno-Mioceno Inferior de la cuenca de As Pontes, que ha revelado ser una de las sucesiones esporopolínicas del intervalo Rupeliense-Chattiense-Aquitaniense más importantes de Europa, se exponen las siguientes conclusiones:

### 1- Sistemática

- Se han descrito 343 taxones que se agrupan en 85 familias y 157 géneros. De todos los taxones identificados, 321 (un 93,6%) corresponden a miosporas, 13 (3,8%) a algas y siete (2,0%) a hongos, mientras que dos (0,6%) no han podido ser atribuidos a ningún grupo. En el conjunto de las miosporas se han descrito 12 esporas de briófitos, 61 de pteridófitos, 20 granos de polen de gimnospermas y 228 de angiospermas. Estas últimas son las más diversas, habiéndose determinado la presencia de 64 familias y 108 géneros.

- El estudio taxonómico nos permite proponer la afinidad botánica de *Oligopollis andreanus*, *Pseudospinaepollis pseudospinosus*, *Punctilongisulcites* sp. 1 y *Tricolporopollenites* sp. 1, así como los tipos polínicos *Lemna*, *Embolanthera* y *Distylium*.

- Las especies *Lythraceaepollenites bavaricus*, *Punctilongisulcites punctiechinatus*, *Pentapollenites* sp., *Symplocoipollenites maturus* y *Vitispollenites tener*, se estudian por primera vez empleando microscopía electrónica de barrido.

- Las siguientes especies se citan por primera vez en el Oligoceno de la Península Ibérica:

**Algas:** *Gelasinicysta vangeelii*, *Ovoidites elongatus*, *O. ligneolus*, *O. minoris* y *O. vangeelii*.

**Briófitos:** *Anthocerisporis bohemicus*, *Rudolphisporis rudolphi*, *Distancoraesporis ancoris*, *Stereisporites cyclus*, *S. gracilioides*, *S. leipischensis*, *S. minor* y *S. welzowensis*.

**Pteridófitos:** *Baculatisporites ovalis*, *Camarozonosporites semilevis*, *Concavisporites minimus*, *Echinatisporis clavatus*, *E. cycloides*, *E. miocaenicus*, *Hydrosporis levis*, *Inundatisporis* cf. *granulus*, *Laevigatosporites major*, *Leiotriletes maximus*, *Lusatisporis* cf. *punctatus*, *Microfoveolatosporis ellipsoideus*, *Monoleiotriletes minimus*, *Neogenisporis crassicus*, *Polypodiaceoisporites marxheimensis*, *Retitriletes* cf. *pseudoclavatus*,

*Toroisporis pliocaenicus*, *T. cf. stuchlikii*, *Verrucatosporites irregularis*, *V. tenellis* y *Verrucingulatisporites granulatus*.

**Gymnospermas:** *Cycadopites lusaticus* y *Zonalapollenites verrucatus*.

**Angiospermas:** *Aglaoreidia pristina*, *Alnipollenites metaplasma*, *Arecipites cf. brandisensis*, *A. klettwitzensis*, *A. longicolpatus*, *A. minireticulatus*, *A. papillosus*, *A. symmetricus*, *Basopollis periodus*, *Betulaepollenites microexcelsus*, *Bombacacidites reticulatus*, *B. isoreticulatus*, *Buxapollis buxoides*, *Caprifoliipites sambucoides*, *Caryapollenites eograxis*, *Celtipollenites cf. intrastructus*, *C. cf. komloensis*, *Cistacearumpollenites rotundus*, *Compositoipollenites minimus*, *C. rhizophorus*, *Corsinipollenites parvus*, *Corylopsispollenites cf. microreticulatus*, *Cupanieidites eucalyptoides*, *C. orthoteichus*, *Cyperaceaepollis neogenicus*, *C. piriformis*, *Cyrillaceapollenites brühlensis*, *C. exactus*, *C. megaexactus*, *Dicolporopollenites middendorffii*, *Diospyrospollenites ovalis*, *Emmapollis major*, *Eucommiapollis aff. minor*, *Fraxinipollis aff. oblongus*, *Gothanipollis gothanii*, *G. loranthoides*, *G. raerius*, *Graminidites crassiglobosus*, *G. pseudogramineus*, *Interpollis cf. supplingensis*, *Interporopollenites elector*, *Intratiporopollenites polonicus*, *Liliacidites crassisulcatus*, *Loniceraepollis gallwitzii*, *Lythraceaepollenites bavaricus*, *L. decodonensis*, *L. striatus*, *Meliaceoidites cf. angustiporatus*, *Momipites gracilis*, *Myricipites coryphaeus*, *M. microcoryphaeus*, *M. peregriniformis*, *Myrtaceidites aff. parvus*, *Nyssapollenites accessorius*, *N. pseudocruciatus*, *Olaixipollis matthesii*, *Oleoidearumpollenites macroreticulatus*, *Orapollis potsdamensis*, *Parthenopollenites formosus*, *P. neshobensis*, *Perforitricolpites digitatus*, *Periporopollenites stigmosus*, *Plantaginacearumpollenites cf. miocaenicus*, *Platanipollis ipelensis*, *Platycaryapollenites anticyclus*, *Plicatopollis lunatus*, *Potamogetonacidites ovalis*, *Pseudospinaepollis pseudospinosus*, *Psilatricolporites cf. operculatus*, *Punctilongisulcites punctiechinatus*, *Quercopollenites rubroides*, *Reevesiapollis arslanensis*, *R. reticulatus*, *Retitricolporites cf. irregularis*, *Rhuspollenites striaticus*, *Rutacearumpollenites pteleoides*, *R. rutaceoides*, *Salixipollenites capreaformis*, *Scabratricolporites sapiimimus*, *Slovakipollis čechoviči*, *Subtriporopollenites anulatus*, *S. scissus*, *Symplocoipollenites calauensis*, *S. maurus*, *S. rarobaculatus*, *aff. Tetracentracearumpollenites minimus*, *Tetracolporopollenites cf. boureaui*, *Tricolporopollenites cf. deliberatus*, *T. dolium*, *T. fallax*, *T. quisqualis*, *T. rosacearum*, *T. spinus*, *T. vancampoe*, *T. villensis*, *Triporopollenites robustus*, *Ulmipollenites maculosus*, *U. tricostatus*, *Umbelliferoipollenites cf. tenuis*, *Verrutricolporites irregularis* y *Vitispollenites tener*.

- Las siguientes especies se citan por primera vez en el Aquitaniense de la Península:

**Algas:** *Ovoidites elongatus* y *O. ligneolus*.

**Pteridófitos:** *Concavisporites minimus*, *Favoisporis trifavus*, *Microfoveolatosporis ellipsoideus*, *Retitriletes* cf. *pseudoclavatus* y *Verrucatosporites tenellis*.

**Angiospermas:** *Aceripollenites striatus*, *Alnipollenites metaplasma*, *Araliaceoipollenites* cf. *euphorii*, *A. reticuloides*, *Arecipites klettwitzensis*, *Betulaepollenites microexcelsus*, *Buxapollis buxoides*, *Caprifoliipites sambucoides*, *Carpinipites carpinoides*, *Celtipollenites* cf. *intrastructurus*, *C. cf. komloensis*, *Cistacearumpollenites rotundus*, *Compositoipollenites rhizophorus*, *Corsinipollenites oculusnoctis*, *Cyperaceaepollis neogenicus*, *C. piriformis*, *Cyrillaceaepollenites brühlensis*, *C. exactus*, *Dicolpopollis kockelii*, *Emmapollis major*, *Ericipites callidus*, *E. ericius*, *Eucommiapollis* aff. *minor*, *Graminidites crassiglobosus*, *G. pseudogramineus*, *Ilexpollenites iliacus*, *Intratroporopollenites polonicus*, *Lythraceaepollenites decodonensis*, *Meliaceoidites* cf. *angustiporatus*, *Momipites gracilis*, *M. punctatus*, *M. quietus*, *Multiporopollenites maculosus*, *Myricipites microcoryphaeus*, *Myrtaceidites* aff. *parvus*, *Olaixipollis matthesii*, *Oleoidearumpollenites reticulatus*, *Orapollis potsdamensis*, *Ostryoipollenites rhenanus*, *Parthenopollenites formosus*, *P. marcodurensis*, *P. neshobensis*, *Perforitricolpites digitatus*, *Platanipollis ipelensis*, *Platycaryapollenites anticyclus*, *P. miocaenicus*, *Plicatopollis hungaricus*, *P. plicatus*, *P. lunatus*, *Polyatriopollenites stellatus*, *Pseudospinaepollis pseudospinosus*, *Punctilongisulcites punctiechinatus*, *Reevesiapollis arslanensis*, *Rhamnaceaepollenites triquetrus*, *Rhuspollenites striaticus*, *Rutacearumpollenites komloensis*, *Salixipollenites capreaformis*, *Sparganiaceaepollenites magnoides*, *S. polygonalis*, *Spinulaepollis arceuthobioides*, *Subtriporopollenites scissus*, *Symplocoipollenites maturus*, *S. rarobaculatus*, *S. vestibulum*, *Tetracolporopollenites* cf. *boureau*, *Tricolporopollenites crassiexinus*, *T. dolium*, *T. edmundi*, *T. fallax*, *T. indeterminatus*, *T. pseudocingulum*, *T. rosacearum*, *T. villensis*, *Triporopollenites coryloides*, *T. urticoides*, *Ulmipollenites maculosus*, *U. stillatus*, *Verrutricolporites irregularis* y *Vitispollenites tener*.

## 2. Tafonomía

- Las asociaciones palinológicas fosilizaron en un medio lacustre/palustre y contienen una alta proporción de taxones anemófilos, que probablemente se encuentran



sobrerrepresentados, como *Cupressacites*, *Myricipites*, *Sparganiaceapollenites*, *Cyperaceapollis* y *Tricolporopollenites villensis*.

- Las asociaciones de As Pontes son mixocenosis, integradas por elementos de origen local, extralocal y regional.

- De manera general, los conjuntos palinológicos están constituidos mayoritariamente por elementos parauctótonos, como se puede constatar por la abundancia de palinomorfos generados en medios azonales (flora local) que se desarrollaron en las inmediaciones de la zona de sedimentación. Las floras extralocales y regionales presentan una representación ligeramente menor, aunque llegan a ser dominantes numéricamente en algunos niveles (K-4, G-F, D-5, D-C, B-2, A-5 y  $\epsilon$ -3). Los elementos de estas últimas llegaron a la zona de sedimentación a través del sotobosque, de los aportes fluviales y del viento.

- Las abundancias relativas de los taxones no parecen reflejar un “efecto Neves”, debido a que el sistema lacustre tuvo una extensión reducida.

- El lago de As Pontes experimentó repetidas oscilaciones del nivel de agua. El aporte de materia orgánica al lago fue muy elevado, lo que produjo la rápida oxidación de esta, el consumo del oxígeno disponible y la creación de condiciones de bajo contenido en oxígeno propicias para la conservación de palinomorfos. Este tipo de ambiente se pudo dar tanto en las zonas de mayor profundidad del lago, como en aguas someras estancadas y en turberas.

- La composición de las palinofloras se encuentra estrechamente relacionada con el tipo de sedimento en el que fueron preservadas. Así, los lignitos contienen elevados porcentajes de *Cyrillaceapollenites* spp. y, en menor medida, *Laevigatosporites* spp., *Myricipites* spp., *Sparganiaceapollenites* spp. y *Cyperaceapollis* spp., y representan medios palustres o de turbera. Por su parte, los sedimentos más arcillosos contienen altos porcentajes de *Cupressacites* spp., *Inaperturopollenites* spp., *Nymphaeapollenites* spp., esporas de algas y otros taxones representativos de un medio con mayor profundidad del agua.

- La aplicación del test de correlación no paramétrica U de Mann-Whitney nos permite determinar que existe una relación significativa entre el contenido palinológico y el mineral de las muestras. Así pues, los niveles más clásticos presentan una riqueza esporopolínica menor que los de lignito. Esto explica la menor abundancia en palinomorfos registrada en los sedimentos de la parte superior de la sucesión (secuencias  $\alpha$ - $\phi$ ).

- El bajo contenido esporopolínico registrado en la secuencia de lignito-terrágenos K se debe a un fenómeno de preservación diferencial. Aquí, las colonias de *Botryococcus* mostraron una mayor resistencia a la degradación que el resto de palinomorfos, lo que

probablemente permitió su fosilización en condiciones óxicas causadas por la exposición aérea de los sedimentos.

- En general, las asociaciones palinológicas de As Pontes presentan un excelente estado de preservación. A pesar de ello, una reducida proporción de los ejemplares ha mostrado distintos tipos de alteraciones tafonómicas que se produjeron durante la fase fosildiagenética. Las más comunes son la degradación por abrasión, la deformación (incluyendo fracturas y pliegues) y la biodegradación.

- La coloración de los palinomorfos muestra un patrón homogéneo que se encuentra en el rango del amarillo al marrón amarillento, que es indicativo de un grado de maduración medio-bajo.

- Se han reconocido reelaboraciones por materiales alóctonos de edad Maastrichtiense-Eoceno (*Interporopollenites elector*, *Interpollis* cf. *supplingensis* y *Basopollis periodus*), y otras que proceden de sedimentos de la propia cuenca (*Polycolpites helmstedtensis* y *Tricolporopollenites vancampoe*).

### 3. Estructura y evolución de la vegetación

- La Cuenca de As Pontes albergó una vegetación eminentemente forestal en la que los taxones perennifolios de hoja ancha de origen paleotropical fueron dominantes.

- Se ha inferido la existencia de una vegetación azonal diversa, en la que se diferencian cuatro tipos de comunidades: (i) las arbóreas características de un medio pantanoso, (ii) las helofíticas de zonas periódicamente encharcadas, (iii) las arbustivas de suelos turbosos con una elevada humedad y (iv) las agrupaciones forestales ribereñas.

- Las comunidades de medios pantanosos se caracterizaron por la dominancia de cupresáceas de la subfamilia Taxodioideae y varias especies de Nymphaeaceae. Estas plantas se encontraban adaptadas a los períodos más prolongados de inundación y a una mayor profundidad de la lámina de agua.

- Las comunidades helofíticas estuvieron dominadas por especies de las familias Cyperaceae, Sparganiaceae y Typhaceae, que estaban asociadas a condiciones someras y períodos relativamente cortos de anegamiento.

- La vegetación arbustiva de turbera, que fue la que contribuyó de forma más importante a la acumulación de depósitos de lignito, estuvo dominada por varias especies de

Cyrillaceae y Myricaceae. Estas presentaron menores requerimientos hídricos que las de los dos medios anteriores.

- En las formaciones ripícolas se integraron tanto elementos paleotropicales perennifolios, como arctoterciarios caducifolios. Entre los constituyentes más importantes estuvieron *Acer*, *Vitis* y *Rhus*, que cobraron mayor importancia a partir del Chattiense.

- La vegetación zonal estuvo constituida principalmente por dos tipos de comunidades forestales: las situadas en las zonas bajas de la cuenca y las montañas.

- Las formaciones forestales de zonas de poca elevación se caracterizaron por la diversidad y mezcla de taxones paleotropicales perennifolios, como Sapotaceae, Mastixiaceae, *Reevesia*, *Olex*, etc.

- Las de zonas montañosas estuvieron compuestas por diversas especies de coníferas, juglandáceas y fagáceas.

- La vegetación azonal muestra alteraciones cíclicas que se produjeron como respuesta a las variaciones en el nivel del agua del sistema lacustre. Estas últimas estuvieron controladas por los ciclos de excentricidad de la órbita terrestre, de aproximadamente 400 ka de duración, que modularon el volumen de precipitaciones. Durante cada ciclo, la flora azonal experimentó una sucesión ecológica de la que se han registrado 18 repeticiones a lo largo de aproximadamente 7,5 Ma. La sucesión comenzaba con el desarrollo de una zona pantanosa dominada por cupresáceas y nenúfares durante una fase de transgresión lacustre. Esta era gradualmente sustituida por una vegetación helofítica a medida que se producía una regresión del lago. En una primera fase se instalaban las especies de Sparganiaceae/Typhaceae y, a continuación, las de Cyperaceae. Estas comunidades herbáceas eran, a su vez, reemplazadas por una vegetación de turbera durante la fase de máxima retracción lacustre. En una etapa inicial se asentaba la familia Cyrillaceae, y posteriormente lo hacía Myricaceae.

- La flora zonal se mantuvo ajena al control orbital, aunque igualmente se vio afectada por el clima, que en este caso operó a una escala de tiempo superior a 1 Ma. Así, las variaciones en la vegetación zonal reflejan los efectos de las cinco glaciaciones globales reconocidas en el intervalo de tiempo estudiado a partir del registro isotópico marino. Los principales cambios consistieron en la disminución de la abundancia de taxones termófilos, acompañada de un aumento en la abundancia y diversidad de elementos arctoterciarios y/o menos termófilos.

- Se evidencia una brusca alteración de la vegetación provocada por la actividad tectónica durante un breve intervalo de tiempo en el Chattiense, cuando se depositaron los

materiales de la unidad de terrígenos A-α. Como consecuencia, los medios pantanosos dominados por cupresáceas y nenúfares se redujeron drásticamente, indicando un mayor drenaje de la cuenca.

#### 4. Paleoclimatología

- La aplicación del método de reconstrucción paleoclimática *Coexistence Approach* a las asociaciones palinológicas de As Pontes ha permitido inferir los valores de siete parámetros paleoclimáticos de temperatura y precipitación:

Parámetro	Rupeliense	Chattiense	Aquitaniense
Temperatura media anual (°C)	16,8-18,3	16,5-18,4	15,7-20,5
Temperatura media del mes más frío (°C)	10,6-10,9	9,6-12,5	9,6-13,3
Temperatura media del mes más cálido (°C)	24,4-27,9	24,4-27,9	24,7-27,9
Precipitación media anual (mm)	1.096-1.278	1.096-1.355	1.096-1.355
Precipitación media del mes más húmedo (mm)	187-236	187-236	204-236
Precipitación media del mes más seco (mm)	24-45	24-56	24-64
Precipitación media del mes más cálido (mm)	139-141	139-141	139-141

- El clima fue más cálido que el actual, sin temperaturas bajo cero durante todo el año y con una clara estacionalidad, presentando características intermedias entre el tropical con inviernos secos (Aw) y el tropical monzónico (Am).

- Considerando la tendencia general de los valores paleoclimáticos medios estimados, se observa un descenso de temperaturas desde el Rupeliense hasta la parte superior del Chattiense asociado a la disminución de taxones paleotropicales. En el Chattiense final se documenta un calentamiento que confirma las interpretaciones obtenidas a partir de otras floras del Hemisferio Norte, así como de registros isotópicos.

- Los rangos paleoclimáticos calculados presentan una mayor similitud con los de latitudes similares de Europa y se diferencian claramente de los obtenidos a partir de floras situadas en el centro-norte del subcontinente, reflejando un gradiente climático latitudinal.

- Se ha llevado a cabo un análisis comparativo de los intervalos paleoclimáticos obtenidos mediante el *Coexistence Approach* con los datos climáticos globales de la actualidad. Como resultado, se han localizado las regiones con climas análogos en los que, potencialmente, podría desarrollarse a día de hoy la flora que existió en As Pontes. Estas se sitúan en latitudes tropicales de América, África y Asia.

## 5. Bioestratigrafía

- La presencia de *Boehlensipollis* cf. *hohli* y *Aglaoreidia pristina* en As Pontes desde la secuencia G a la  $\delta$  es indicativa de una edad oligocena. La primera especie está restringida al Oligoceno, mientras que la segunda presenta su último registro en el Chattiense europeo. Estos datos confirman la cronología de la cuenca, que ha sido establecida de manera precisa mediante estudios magnetocronológicos y por la presencia de restos del roedor *Issiodoromys minor* en la secuencia I, que marca la base de la zona MP24 (Rupeliense).

- Se proponen los últimos registros de *Polycolpites helmstedtensis* y *Triporopollenites robustus* como marcadores del Chattiense europeo. En la sucesión estudiada, la primera especie desaparece en la secuencia D, mientras que la segunda lo hace en  $\beta$ .

- Se propone una zonación palinológica para la cuenca de As Pontes en la que se han reconocido seis zonas. En los límites entre cada una de ellas se registran importantes aumentos de *Tricolporopollenites villensis* que se pueden correlacionar cronoestratigráficamente con los eventos glaciares globales reconocidos en los registros isotópicos marinos.

- En los niveles rupelienses de la sucesión podemos diferenciar las zonas 1 y 2. La primera tiene su límite superior en la secuencia K, en la que registramos una pobre preservación probablemente relacionada con la glaciación *Oi2\**, que está datada en unos 29 Ma. Este evento, junto con la glaciación *Oi2a* del tránsito Rupeliense-Chattiense (28,1 Ma), delimita la zona 2.

- En el Chattiense reconocemos tres zonas. La 3 comprende los niveles más basales de este período, que se depositaron en el intervalo de tiempo transcurrido entre las glaciaciones *Oi2a* (28,1 Ma) y *Oi2b* (~26,8 Ma). El límite superior de la zona 4 se encuentra asociado a la glaciación *Oi2c*, acaecida hace unos 25 Ma, mientras que el de la zona 5 coincide con la glaciación del límite Chattiense-Aquitaniense (23,03 Ma).

- El tramo Aquitaniense de la sucesión se incluye en la zona 6, que se diferencia como una biozona independiente en razón de la ausencia de los taxones oligocenos característicos de la anterior.

## 6. Paleobiogeografía

- Las asociaciones palinológicas estudiadas presentan elementos comunes a la mayor parte de floras oligocenas europeas situadas por debajo de la latitud 55°, como

*Tricolporopollenites villensis*, *Dicolpopollis kockelii*, *Reevesiapollis reticulatus*, *Slovakipollis hippophaëoides*, *Pentapollenites* spp., *Corrugatisporites* spp. y *Saxosporis* spp. Esto sugiere una relativa homogeneidad de la vegetación en el subcontinente durante el período estudiado.

- As Pontes presenta una serie de características distintivas respecto al resto de floras europeas. En primer lugar, muestra una mayor proporción y persistencia de elementos paleotropicales y una menor abundancia de arctoterciarios que las situadas en el centro y norte. En segundo lugar, la representación de elementos herbáceos indicadores de sequedad es insignificante comparada con la de las floras del sur y este de Europa. Probablemente, estas diferencias sean debidas a la influencia atlántica determinada por su localización paleogeográfica.

- La persistencia de especies paleotropicales en las asociaciones estudiadas se pone de manifiesto con la presencia de *Tricolporopollenites vancampoe*, *Scabraticolporites sapiimimus*, *Slovakipollis hippophaëoides*, *Tricolporopollenites villensis*, *Aglaoreidia pristina*, *Pentapollenites* y *Emmapollis*. Estos taxones dejan de registrarse en el centro y norte de Europa considerablemente antes que en As Pontes, lo cual parece reflejar un gradiente latitudinal de temperaturas.

- Se documenta la llegada de taxones arctoterciarios a la Península Ibérica. *Acer*, *Betula*, *Celtis*, *Corylus*, *Liquidambar*, *Platanus* y *Pterocarya* se introdujeron en la Cuenca de As Pontes durante el final del Rupeliense, mientras que *Alnus*, *Carpinus*, *Fraxinus*, *Ostrya*, *Salix*, *Sambucus* y algunas especies de *Quercus* no lo hicieron hasta el comienzo del Chattense. Una vez integrados, su importancia en la flora fue muy limitada durante todo el Oligoceno y el comienzo del Aquitaniense. *Ulmus* fue pionero a la hora de integrarse en la flora, mostrando una presencia importante desde la base de la sucesión datada en aproximadamente 30 Ma.



## Bibliografía

- ABELS, H.A., AZIZ, H.A., KRIJGSMAN, W., SMEETS, S.J.B. & HILGEN, F.H. 2010. Long-period eccentricity control on sedimentary sequences in the continental Madrid Basin (middle Miocene, Spain). *Earth and Planetary Science Letters*, 289: 220–231.
- AKGÜN, F. & SÖZBİLİR, H. 2001. A palynostratigraphic approach to the SW Anatolian molasse basin: Kale–Tavas molasse and Denizli molasse. *Geodinamica Acta*, 14: 71–93.
- AKGÜN, F., AKAY, E. & ERDOĞAN, B. 2002. Tertiary terrestrial to shallow marine deposition in Central Anatolia: A palynological approach. *Turkish Journal of Earth Sciences*, 11: 127–160.
- AKGÜN, F., KAYSERİ, M.S. & AKKIRAZ, M.S. 2007. Palaeoclimatic evolution and vegetational changes during the Late Oligocene–Miocene period in Western and Central Anatolia (Turkey). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 253: 56–90.
- AKGÜN, F., AKKIRAZ, M.S., ÜÇBAS, S.D., BOZCU, M., KAPAN YESİLYURT, S. & BOZCU, A. 2013. Oligocene vegetation and climate characteristics in north-west Turkey: data from the south-western part of the Thrace Basin. *Turkish Journal of Earth Sciences*, 22: 277–303.
- AKKIRAZ, M.S. & AKGÜN, F. 2005. Palynology and age of the Early Oligocene units in Çardak-Tokça Basin, Southwest Anatolia: paleoecological implications. *Geobios*, 38: 283–299.
- AKKIRAZ, M.S., KAYSERİ, M.S. & AKGÜN, F. 2007. Palaeoecology of coal-bearing Eocene sediments in Central Anatolia (Turkey) based on quantitative palynological data. *Turkish Journal of Earth Sciences*, 17: 317–360.
- AKKIRAZ, M.S., AKGÜN, F. & ÖRÇEN, S. 2011. Stratigraphy and palaeoenvironment of the Lower-"middle" Oligocene units in the northern part of the Western Taurides (İncesu area, Isparta, Turkey). *Journal of Asian Earth Sciences*, 40: 452–474.
- AKKIRAZ, M.S., AKGÜN, F., ÖRÇEN, S., BRUCH, A.A. & MOSBRUGGER, V. 2006. Stratigraphic and palaeoenvironmental significance of Bartonian–Priabonian (Middle–Late Eocene) microfossils from the Başçeşme Formation, Denizli Province, Western Anatolia. *Turkish Journal of Earth Sciences*, 15: 155–180.
- AKKIRAZ, M.S., AKGÜN, F., UTEscher, T., WILDE, V., BRUCH, A.A., MOSBRUGGER, V. & ÜÇBAS, S.D. 2012. Palaeoflora and climate of lignite-bearing Lower–Middle Miocene sediments in the Seyitömer and Tunçbilek sub-basins, Kütahya province, Northwest Turkey. *Turkish Journal of Earth Sciences*, 21: 213–235.
- AKYOL, E. 1971. Microflore de l'Oligocène inférieur récoltée dans un sondage près d'Avcikoru. Sile-Istanbul. *Pollen et Spores*, 13(1): 117–133.
- ALCALDE OLIVARES, C. 2013. *Estudio de la macroflora en yacimientos del Neógeno y Pleistoceno Inferior del noroeste peninsular. Significación climática*. Tesis, Universidad Politécnica de Madrid, Madrid, 155 p.
- ÁLVAREZ RAMIS, C. & RAMOS GUERRERO, E. 1986. Estudio paleobotánico del Paleógeno de Peguera: extremo occidental de La Serra de Tramuntana (Mallorca). *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears*, 30: 83–93.
- ÁLVAREZ RAMIS, C., RAMOS GUERRERO, E. & FERNÁNDEZ MARRÓN, M.T. 1987. Estudio paleobotánico del Cenozoico de la zona central de Mallorca: Yacimiento de Son Ferragut. *Boletín Geológico y Minero*, 98(3): 349–356.
- ALLISON, P.A. 1988. Konservat-Lagerstätten: cause and classification. *Paleobiology*, 14(4): 331–344.



- ANADÓN, P. 1989. Los lagos salinos interiores (atalásicos) con faunas de afinidad marina del Cenozoico de la Península Ibérica. *Acta Geològica Hipànica*, 24(2): 83–102.
- ANADÓN, P., CABRERA, L., COLLDEFORNS, B. & SÁEZ, A. 1989. Los sistemas lacustres del Eoceno superior y Oligoceno del sector oriental de la Cuenca del Ebro. *Acta Geologica Hispanica*, 24(3–4): 205–230.
- ANDERSON, R.Y. 1959. *Cretaceous-Tertiary palynology of the eastern side of the San Juan Basin, New Mexico*. Tesis, Stanford University, 147 p.
- ANDERSON, R.Y. & KIRKLAND, D.W. 1969. *Paleoecology of an Early Pleistocene lake on the High Plains of Texas*. Geological Society of America. Memoir, 215 p.
- APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141: 399–436.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161: 105–121.
- ARÉCHAGA, F., FERRERO, T., GIL, A., MENÉNDEZ, J.A. & VALLE, R. 2011. *Riqueza restaurada. Historia de la Mina de As Pontes*. Endesa S.A., 373 p.
- ASHRAF, A.R. & MOSBRUGGER, V. 1996. Palynologie und Palynostratigraphie des Neogenes der Niederrheinischen Bucht. Teil 2. Pollen. *Palaeontographica Abt. B*, 241(1–4): 1–98.
- AUSTIN, M.P. 1987. Models for the analysis of species' response to environmental gradients. *Vegetatio*, 69: 35–45.
- BAILEY, I.W. 1915. A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates. *Science*, 41: 831–834.
- BALTUILLE, J.M., BECKER-PLATEN, J.D., BENDA, L. & CALZAGA, I. 1992. A contribution to the subdivision of the Neogene in Spain using palynology. *Newsletters on Stratigraphy*, 27(1–2): 41–57.
- BANERJEE, A., SHARMA, R., CHISTI, Y. & BANERJEE, U.C. 2002. *Botryococcus braunii*: A renewable source of hydrocarbons and other chemicals. *Critical Reviews in Biotechnology*, 22(3): 245–279.
- BANKOLE, S.I., SCHRANK, E. & OSTERLOFF, P.L. 2014. Palynostratigraphy, palaeoclimates and palaeodepositional environments of the Miocene aged Agbada Formation in the Niger Delta, Nigeria. *Journal of African Earth Sciences*, 95: 41–62.
- BÁRCENA, F., LAGOS, L. & GIL, A. 2007. *Los habitantes de la escombrera. La fauna de vertebrados de la Escombrera Exterior de la mina de Endesa en As Pontes de García Rodríguez*. Endesa Generación - Universidad de Santiago de Compostela, 255 p.
- BARRÓN, E. 1996. *Estudio tafonómico y análisis paleoecológico de la macro y microflora miocena de la Cuenca de la Cerdaña*. Tesis, Universidad Complutense, Madrid, 773 p.
- BARRÓN, E. 1999. Estudio macroflorístico del afloramiento mioceno de concreciones carbonáticas de Izarra (Álava, España). Aspectos tafonómicos, paleoecológicos y bioestratigráficos. *Revista española de Micropaleontología*, 14: 123–145.
- BARRÓN, E. 2003. Evolución de las floras terciarias en la Península Ibérica. *Monografías del Jardín Botánico de Córdoba*, 11: 63–74.
- BARRÓN, E. & SANTOS, L. 1998. Síntesis paleobotánica crítica de las cuencas terciarias de Galicia (España). *Coloquios de Paleontología*, 49: 41–53.
- BARRÓN, E. & COMAS-RENGIFO, M.J. 2007. Differential accumulation of miospores in Upper Miocene sediments of the La Cerdaña basin (eastern Pyrenees, Spain). *Comptes Rendus Palevol.*, 6: 157–168.

- BARRÓN, E., LASSALETТА, L. & ALCALDE-OLIVARES, C. 2006a. Changes in the Early Miocene palynoflora and vegetation in the east of the Rubielos de Mora Basin (SE Iberian Ranges, Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 242 (2/3): 171–204.
- BARRÓN, E., POSTIGO-MIJARRA, J.M. & CASAS-GALLEGО, M. 2016. Late Miocene vegetation and climate of the La Cerdanya Basin (eastern Pyrenees, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 235: 99–119.
- BARRÓN, E., HERNÁNDEZ, J.M., LÓPEZ-HORGUE, M.A. & ALCALDE-OLIVARES, C. 2006b. Palaeoecology, biostratigraphy and palaeoclimatology of the lacustrine fossiliferous beds of the Izarra Formation (Lower Miocene, Basque-Cantabrian Basin, Álava province, Spain) based on palynological analysis. *Revista española de Micropaleontología*, 38 (2–3): 321–338.
- BARRÓN, E., UREТА, S., GOY, A. & LASSALETТА, L. 2010a. Palynology of the Toarcian-Aalenian global boundary stratotype section and point (GSSP) at Fuentelsaz (Lower-Middle Jurassic, Iberian Range, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162: 11–28.
- BARRÓN, E., RIVAS CARBALLO, R., POSTIGO MIJARRA, J.M., ALCALDE OLIVARES, C., VIEIRA, M., CASTRO, L., PAIS, J. & VALLE HERNÁNDEZ, M. 2010b. The Cenozoic vegetation of the Iberian Peninsula: A synthesis. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162: 382–402.
- BARSÓ, D., CABRERA, L., MARFIL, R. & RAMOS, E. 2003. Catchment evolution of the continental strike-slip As Pontes Basin (Tertiary, NW Spain): constraints from the heavy mineral analysis. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 16(1–2): 73–89.
- BATI, Z. & SANCAY, R.H. 2007. Palynostratigraphy of Rupelian sediments in the Mus Basin, Eastern Anatolia, Turkey. *Micropaleontology*, 53(4): 249–283.
- BATTEN, D.J. 1981. Palynofacies, organic maturation and source potencial for petroleum. En: J. Brooks (eds.), *Organic maturation studies and fossil fuel exploration*. Academic Press, London, p. 201–223.
- BATTEN, D.J. 1991. Reworking of plant microfossils and sedimentary provenance. En: A.C. Morton, S.P. Todd & P.D.W. Haughton (eds.), *Developments in Sedimentary Provenance Studies*. Geological Society Special Publication, p. 79–90.
- BATTEN, D.J. & GRENFELL, H.R. 1996a. Green and blue-green algae. Colonial Chlorococcales. En: J. Janssonius & D.C. McGregor (eds.), *Palynology: Principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Salt Lake City, p. 191–203.
- BATTEN, D.J. & GRENFELL, H.R. 1996b. Green and blue-green algae. *Botryococcus*. En: J. Janssonius & D.C. McGregor (eds.), *Palynology: Principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Salt Lake City, p. 205–214.
- BEERBOWER, J.R. & JORDAN, D. 1969. Application of information theory to paleontologic problems: taxonomic diversity. *Journal of Paleontology*, 43(5): 1184–1198.
- BENDA, L. 1971. Principles of the palynologic subdivision of the Turkish Neogene. *Newsletters on Stratigraphy*, 1: 23–26.
- BENDA, L. & MEULENKAMP, J.E. 1990. Biostratigraphic correlations in the Eastern Mediterranean Neogene. *Newsletters on Stratigraphy*, 23(1): 1–10.
- BERTOLDI, R., BINOTTI, A. & CASTELLO, M.F. 1994. Reevesia and Itea in the pollen flora of the upper Neogene continental deposit at Sarzana (lower Magra Valley, northern Italy). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 80: 159–172.

- BESSEDIK, M. 1983. Le genre *Buxus* L. (*Nagyipollis* Kedves 1962) au Tertiaire en Europe occidentale: évolution et implications paléogéographiques. *Pollen et Spores*, 25(3–4): 461–486.
- BESSEDIK, M. 1984. The Early Aquitanian and Upper Langhian-Lower Serravallian environments in the northwestern mediterranean region. *Paléobiologie continentale*, 2: 153–179.
- BESSEDIK, M. 1985. *Reconstitution des environnements miocènes des régions nordouest méditerranéennes a partir de la palynologie*. Tesis, Universidad de Montpellier II, 168 p.
- BILLUPS, K. & SCHRAG, D.P. 2002. Paleotemperatures and ice volume of the past 27 Myr revisited with paired Mg/Ca and 18O/16O measurements on benthic foraminifera. *Paleoceanography*, 17(1): 3.1–3.13.
- BIRKENMAJER, K., GEDL, P. & WOROBIEC, E. 2010. Dinoflagellate cyst and spore-pollen spectra from the Lower Oligocene Krabbedalen Formation at Kap Brewster, East Greenland. *Polish Polar Research*, 31(2): 103–140.
- BIRKS, H.J.B., FELDE, V.A., BJUNE, A.E., GRYTNES, J.A., SEPPÄ, H. & GIESECKE, T. 2016. Does pollen-assemblage richness reflect floristic richness? A review of recent developments and future challenges. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 228: 1–25.
- BLANCO CASTRO, E., CASADO GONZÁLEZ, M.A., COSTA TENORIO, M., ESCRIBANO BOMBÍN, R., GARCÍA ANTÓN, M., GÉNOVA FUSTER, M., GÓMEZ MANZANEQUE, F., MORENO SAIZ, J.C., MORLA JUARISTI, C., REGATO PAJARES, P. & SAINZ OLLERO, H. 2005. *Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica. 4ª edición*. Planeta, Barcelona. 597 p.
- BLERSCH, D.M., KANGAS, P.C. & ADEY, W.H. 2016. Freshwater marsh community structure in a Florida Everglades mesocosm. *Transactions of the ASABE (American Society of Agricultural and Biological Engineers)*, 59(5): 1305–1312.
- BOGLE, A.L. & PHILBRICK, C.T. 1980. A generic atlas of Hamamelidaceous pollens. *Contributions from the Gray Herbarium*, 210: 29–103.
- BÖHME, M., WINKLHOFFER, M. & ILG, A. 2011. Miocene precipitation in Europe: Temporal trends and spatial gradients. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 304(3–4): 212–218.
- BOILLOT, G. & MALOD, J. 1988. The north and north-west Spanish continental margin: a review. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 1(3–4): 295–316.
- BORTENSCHLAGER, S. 1990. Aspects of pollen morphology in the cupressaceae. *Grana*, 29(2): 129–138.
- BOULTER, M.C. 1984. Palaeobotanical evidence for land-surface temperature in the European Palaeogene. En: P. Brenchley (eds.), *Fossils and climate*. John Wiley & Sons Ltd., Chichester, p. 35–47.
- BOULTER, M.C. & WILKINSON, G.C. 1977. A system of group names for some Tertiary pollen. *Palaeontology*, 20(3): 559–579.
- BOULTER, M.C. & CRAIG, D.L. 1979. A middle Oligocene pollen and spore assemblage from the Bristol Channel. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 28: 259–272.
- BOULTER, M.C. & KVAČEK, Z. 1989. The Palaeocene flora of the Isle of Mull. *Palaeontological Association of London. Specials Papers in Palaeontology*, 42: 1–149.
- BOZUKOV, V., UTESCHER, T. & IVANOV, D. 2009. Late Eocene to early Miocene climate and vegetation of Bulgaria. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 153: 360–374.
- BROWN, C.A. 2008. *Palynological techniques*. American Association of Stratigraphic Palynologist, Dallas. 137 p.

- BRUCH, A.A. 1998. Palynologische Untersuchungen im Oligozän Sloweniens – Paläo-Umwelt und Paläoklima im Ostalpenraum. *Tübinger Mikropaläontologische Mitteilungen*, 18: 1–191.
- BRUCH, A.A. 2004. The botanical and the morphological approach in Neogene palynology – a practical comparison. *Acta Palaeobotanica*, 44(1): 87–91.
- BRUCH, A.A. & PROSS, J. 1999. Palynomorph extraction from peat, lignite and coal. En: T.P. Jones & N.P. Rowe (eds.), *Fossil Plants and Spores: modern techniques*. Geological Society, London, p. 26–30.
- BRUCH, A.A. & MOSBRUGGER, V. 2002. Palaeoclimate versus vegetation reconstruction - palynological investigations on the Oligocene sequence of the Sava Basin, Slovenia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 122: 117–141.
- BRUCH, A.A., FAUQUETTE, S. & BERTINI, A. 2002. Two quantitative approaches for climate reconstructions on Neogene palynofloras - an application on a Late Miocene profile from the Velona Basin (Tuscany, Italy). *Acta Universitatis Carolinae - Geologica*, 46(4): 27–37.
- BRUCH, A.A., UTESCHER, T. & MOSBRUGGER, V. 2011. Precipitation patterns in the Miocene of Central Europe and the development of continentality. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 304(3–4): 202–211.
- BRUCH, A.A., UTESCHER, T., ALCALDE OLIVARES, C., DOLÁKOVÁ, N., IVANOV, D. & MOSBRUGGER, V. 2004. Middle and Late Miocene spatial temperature patterns and gradients in Europe - preliminary results based on palaeobotanical climate reconstructions. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 249: 15–27.
- BUJAK, J., DOWNIE, C., EATON, G.L. & WILLIAMS, G.L. 1980. Dinoflagellate cysts and acritarchs from the Eocene of Southern England. *Special Papers in Palaeontology*, 24: 1–100.
- CABRERA, L., HAGEMANN, H.W., PICKEL, W. & SÁEZ, A. 1995. The coal-bearing, Cenozoic As Pontes Basin (northwestern Spain): geological influence on coal characteristics. *International Journal of Coal Geology*, 27: 201–226.
- CABRERA, L., JUNG, W., KIRCHNER, M., SÁEZ, A. & SCHLEICH, H.H. 1994. Crocodilian and palaeobotanical findings from the Tertiary lignites of the As Pontes Basin (Galicia, NW-Spain). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 173: 153–165.
- CAMPBELL, I.D. 1999. Quaternary pollen taphonomy: examples of differential redeposition and differential preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149: 245–256.
- CAMPBELL, I.D. & CAMPBELL, C. 1994. Pollen preservation: experimental wet-dry cycles in saline and desalinated sediments. *Palynology*, 18: 5–10.
- CARRIÓN, J.S. 2002. A taphonomic study of modern pollen assemblages from dung and surface sediments in arid environments of Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 120: 217–232.
- CARRIÓN, J.S. 2012. *Paleoflora y paleovegetación de la Península Ibérica e Islas Baleares: Plioceno - Cuaternario*. Murcia. 972 p.
- CARRIÓN, J.S. & NAVARRO, C. 2002. Cryptogam spores and other non-pollen microfossils as sources of palaeoecological information: case-studies from Spain. *Ann. Bot. Fennici*, 39: 1–14.
- CARRIÓN, J.S., NAVARRO, C., NAVARRO, J. & MUNUERA, M. 2000. The distribution of cluster pine (*Pinus pinaster*) in Spain as derived from palaeoecological data: relationships with phytosociological classification. *The Holocene*, 10(2): 243–252.
- CARRIÓN, J.S., YLL, E.I., WALKER, M.J., LEGAZ, A.J., CHAÍN, C. & LÓPEZ, A. 2003. Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero-North African flora in south-eastern

- Spain: new evidence from cave pollen at two Neanderthal man sites. *Global Ecology & Biogeography*, 12: 119–129.
- CARRIÓN, J.S., FERNÁNDEZ, S., GONZÁLEZ SAMPÉRIZ, P., LEROY, S.A.G., BAILEY, G.N., LÓPEZ SÁEZ, J.A., BURJACHS, F., GIL ROMERA, G., GARCÍA ANTÓN, M., GIL GARCÍA, M.J., PARRA, I., SANTOS, L., LÓPEZ GARCÍA, P., YLL, E.I. & DUPRÉ, M. 2009. Quaternary pollen analysis in the Iberian Peninsula: the value of negative results. *Internet Archaeology*, 25: 1–54.
- CASAS-GALLEGO, M., LASSALETTE, L., BARRÓN, E., BRUCH, A.A. & MONTOYA, P. 2015. Vegetation and climate in the eastern Iberian Peninsula during the pre-evaporitic Messinian (late Miocene). Palynological data from the Upper Turolian of Venta del Moro (Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 215: 85–99.
- CATUNEANU, O. 2006. *Principles of Sequence Stratigraphy*. Elsevier, 386 p.
- CATUNEANU, O., GALLOWAY, W.E., KENDALL, C.G.S.C., MIAL, A.D., POSAMENTIER, H.W., STRASSER, A. & TUCKER, M.E. 2011. Sequence stratigraphy: Methodology and nomenclature. *Newsletters on Stratigraphy*, 44(3): 173–245.
- CAVAGNETTO, C. 2002. La palynoflore du Bassin d'As Pontes en Galice dans le Nord Ouest de l'Espagne à la limite Rupélien-Chattien (Oligocène). *Palaeontographica Abt. B*, 263: 161–204.
- CAVAGNETTO, C. & GUINET, P. 1994. Pollen fossile de Leguminosae-Mimosoideae dans l'Oligocene inferieur du bassin de l'Ebre (Espagne) - implications paléoclimatiques et paléogéographiques. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 81: 327–335.
- CAVAGNETTO, C. & ANADÓN, P. 1996. Preliminary palynological data on floristic and climatic changes during the Middle Eocene-Early Oligocene of the eastern Ebro Basin, northeast Spain. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 92: 281–305.
- CIRUJANO BRACAMONTE, S., MECO MOLINA, A., GARCÍA MURILLO, P. & CHIRINO ARGENTA, M. 2014. *Flora acuática española. Hidrófitos vasculares*. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid. 320 p.
- CLARKE, R.F.A. & VERDIER, J.-P. 1967. An investigation of microplankton assemblages from the chalk of the Isle of Wight, England. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde, Eerste Reeks*, 24(3): 1–96.
- CLAYTON, G. & COXON, P. 1999. Spore and pollen biostratigraphy. En: T.P. Jones & N.P. Rowe (eds.), *Fossil Plant and Spores: modern techniques*. Geological Society, London, p. 225–229.
- COBALTH, G.K. 1996. Green and blue-green algae. Introduction. En: J. Jansonius & D.C. McGregor (eds.), *Palynology: Principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, p. 171–172.
- COLLINSON, M.E. 1992. Vegetational and floristic changes around the Eocene/Oligocene boundary in western and central Europe. En: D.R. Prothero & W.A. Berggren (eds.), *Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton University Press, Princeton, p. 437–450.
- COOK, E.J., VAN GEEL, B., VAN DER KAARS, S. & VAN ARKEL, J. 2011. A review of the use of non-pollen palynomorphs in palaeoecology with examples from Australia. *Palynology*, 35(2): 155–178.
- COOKSON, I.C. & PIKE, K.M. 1954. Some dicotyledonous pollen types from Cainozoic deposits in the Australian region. *Australian Journal of Botany*, 2: 197–219.
- COUPER, R.A. 1960. New Zealand Mesozoic and Cainozoic plant microfossils. 32: 1–87.
- COUR, P. 1974. Nouvelles techniques de détection des flux et des retombées polliniques: étude de la sédimentation des pollens et des spores à la surface du sol. *Pollen et Spores*, 16(1): 103–141.

- CRONQUIST, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, Nueva York. 1262 p.
- CHALONER, W.G. & MUIR, M. 1968. Spores and floras. En: D.G. Murchison & T.S. Westall (eds.), *Coal and coal-bearing strata*. Oliver & Boyd, Edinburgh, p. 127–146.
- CHANEY, R.W. 1959. Miocene floras of the Columbia Plateau, I. Composition and interpretation. *Carnegie Institution of Washington publication*, 617: 1–134.
- CHÂTEAUNEUF, J.J. 1980. Palynostratigraphie et paléoclimatologie de l'Eocene Supérieur et de l'Oligocene du Bassin de Paris. *Mémoire du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, 116: 1–357.
- CHÂTEAUNEUF, J.J. & NURY, D. 1995. La flore de l'Oligocène de Provence méridionale: implications stratigraphiques, environnementales et climatiques. *Géologie de la France*, 2: 43–55.
- CHIKHI, H. 1996. *Palynoflore du Messinien infra-evaporitique de la série marno-diatomitique de Sahaouria (Beni Chougrane) et de Chabet Bou Seter (Tessala): Bassin du Chelif, Algerie*. Tesis, Université d'Oran, 164 p.
- CHMURA, G.L., STONE, P.A. & ROSS, M.S. 2006. Non-pollen microfossils in Everglades sediments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141: 103–119.
- DALY, R.J., JOLLEY, D.W. & SPICER, R.A. 2011. The role of angiosperms in Palaeocene arctic ecosystems: A palynological study from the Alaskan North Slope. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 309: 374–382.
- DE WILDE, M., BUISSON, E., RATOVOSON, F., RANDRIANAIVO, R., CARRIÈRE, S.M. & IL, P.P.L. 2012. Vegetation dynamics in a corridor between protected areas after slash-and-burn cultivation in south-eastern Madagascar. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 159: 1–8.
- DEMIRTAŞ, F., BOZCU, A., KOŞUN, E. & AKKIRAZ, M.S. 2015. Petrography and palynology of Late Oligocene and Middle Miocene coals in the Gelibolu Peninsula, NW Turkey. *Turkish Journal of Earth Sciences*, 24: 383–397.
- DEMSKE, D., TARASOV, P.E., NAKAGAWA, T. & MEMBERS, S.P. 2012. Atlas of pollen, spores and further non-pollen palynomorphs recorded in the glacial-interglacial late Quaternary of Lake Suigetsu, central Japan. *Quaternary International*, 290–291: 164–238.
- DENK, T., GRÍMSSON, F. & ZETTER, R. 2012. Fagaceae from the early Oligocene of Central Europe: Persisting new world and emerging old biogeographic links. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 169: 7–20.
- DETTMANN, M.E. & CLIFFORD, H.T. 1992. Phylogeny and biogeography of *Ruffordia*, *Mohria* and *Anemia* (Schizaeaceae) and *Ceratopteris* (Pteridaceae): evidence from *in situ* and dispersed spores. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 16(4): 269–314.
- DÍEZ MONTES, A. 2006. *La Geología del Dominio "Ollo de Sapo" en las comarcas de Sanabria y Terra do Bolo*. Tesis, Universidad de Salamanca, Instituto Geológico y Minero de España, Salamanca, 496 p.
- DODDS, W.K. 2002. *Freshwater Ecology. Concepts and environmental applications*. Academic Press, San Diego, California. 569 p.
- DOLÁKOVÁ, N. 2004. Discussion of some thermophile palynomorphs from the Miocene sediments in the Carpathian Foredeep (Czech Republic) and Modrý Kamen basin (Slovakia). *Acta Palaeobotanica*, 44(1): 79–85.
- DOLÁKOVÁ, N. & KOVÁČOVÁ, M. 2008. Pannonian vegetation from the northern part of Vienna Basin. *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B – Historia Naturalis*, 64(2–4): 163–171.

- DURÁN VALSERO, J.J., GARCÍA DE DOMINGO, A. & ROBLEDO ARDILLA, P. 2009. Propuesta de clasificación genético-geológica de humedales. Aplicación a los humedales españoles incluidos en el Convenio de Ramsar. *Boletín Geológico y Minero*, 120(3): 335–346.
- EDIGER, V.Ş., BATI, Z. & ALIŞAN, C. 1990. Paleopalynology and paleoecology of Calamus-like disulcate pollen grains. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 62: 97–105.
- EISAWI, A. & SCHRANK, E. 2008. Upper Cretaceous to Neogene palynology of the Melut Basin, southeast Sudan. *Palynology*, 32: 101–129.
- ELSIK, W.C. 1966. Biologic degradation of fossil pollen grains and spores. *Micropaleontology*, 12(4): 515–518.
- ELSIK, W.C. 1996. Fungi. En: J. Jansonius & D.C. McGregor (eds.), *Palynology: Principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, p. 293–305.
- ENGLER, A. 1882. *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode II. Theil. Die Extratropischen Gebiete der südlichen Hemisphäre und die Tropischen Gebiete*. 1–2. Wilhelm Engelmann, Leipzig. 588 p.
- ERDEI, B., UTESCHER, T., HABLY, L., TAMÁS, J., ROTH-NEBELSICK, A. & GREIN, M. 2012. Early Oligocene continental climate of the Palaeogene basin (Hungary and Slovenia) and the surrounding area. *Turkish Journal of Earth Sciences*, 21: 153–186.
- ERTL, C., PESSI, A.M., HUUSKO, A., HICKS, S., KUBIN, E. & HEINO, S. 2012. Assessing the proportion of "extra-local" pollen by means of modern aerobiological and phenological records – An example from Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in northern Finland. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 185: 1–12.
- EVITT, W.R. 1963. A discussion and proposals concerning fossil dinoflagellates, hystrichospheres, and acritarchs, I. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 49: 158–164.
- FABRE, P., MÉDUS, J. & PAIRIS, J.-L. 1986. Caractérisation de l'Eocène et de l'Oligocène marins dans les chaînes subalpines méridionales à l'ouest de Gap (Hautes-Alpes, France). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 79: 719–730.
- FAEGRI, K. & IVERSEN, J. 1989. *Textbook of Pollen Analysis*. 4<sup>th</sup> Edition. John Wiley & Sons Ltd., Chichester. 328 p.
- FAUQUETTE, S., GUIOT, J. & SUC, J.-P. 1998a. A method for climatic reconstruction of the Mediterranean Pliocene using pollen data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 144: 183–201.
- FAUQUETTE, S., QUÉZEL, P., GUIOT, J. & SUC, J.-P. 1998b. Signification bioclimatique de taxons-guides du Pliocène méditerranéen. *Geobios*, 31: 151–169.
- FAUQUETTE, S., SUC, J.-P., GUIOT, J., DINIZ, F., FEDDI, N., ZHENG, Z., BESSAIS, E. & DRIVALIARI, A. 1999. Climate and biomes in the West Mediterranean area during the Pliocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 152: 15–36.
- FERGUSON, D.K., HOFMANN, C.C. & DENK, T. 1999. Taphonomy: field techniques in modern environments. En: T.P. Jones & N.P. Rowe (eds.), *Fossil Plant and Spores: modern techniques*. Geological Society, London, p. 210–213.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. 1988. La tafonomía: un subsistema conceptual de la paleontología. *Coloquios de Paleontología*, 41: 9–34.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. 1991a. Sistemas tafonómicos: función y evolución. *Revista Española de Paleontología*, nº extraordinario: 21–34.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. 1991b. Taphonomic concepts for a theoretical biochronology. *Revista Española de Paleontología*, 6(1): 37–49.

- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S.R. 2000. *Temas de tafonomía*. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid, Madrid. 167 p.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S.R. 2005. Alteración tafonómica y tafonomía evolutiva. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 100: 149–175.
- FERRÚS, B. 1994. Estructura de la cuenca de As Pontes (A Coruña). *Cuadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe*, 19: 73–89.
- FERRÚS, B. & SANTANACH, P. 1994. Análisis de la fracturación en la cuenca cenozoica de As Pontes (La Coruña). *Geogaceta*, 15: 147–149.
- FIŁOC, M. & KUPRYJANOWICZ, M. 2015. Non-pollen palynomorphs characteristic for the dystrophic stage of humic lakes in the Wigry National Park, NE Poland. *Studia Quaternaria*, 32(1): 31–41.
- FITZGERALD, J.A. 1999. *Pollen and spore assemblages from the Oligocene Lough Neagh Group and Dunaghy Formation, Northern Ireland*. Tesis, Universidad de Sheffield, 380 p.
- FOWLER, K. 1971. A new species of *Aglaoreidia* Erdtm. from the Eocene of Southern England. *Pollen et Spores*, 13(1): 135–147.
- FREDERIKSEN, N.O. 1979. Paleogene sporomorph biostratigraphy, Northeastern Virginia. *Palynology*, 3: 129–167.
- FREDERIKSEN, N.O. 1980. *Sporomorphs from the Jackson Group (Upper Eocene) and Adjacent Strata of Mississippi and Western Alabama*. Geological Survey Professional Paper 1084, Washington, 75 p.
- FREDERIKSEN, N.O. 1984. *Stratigraphic, paleoclimatic, and paleobiogeographic significance of Tertiary sporomorphs from Massachusetts*. U.S. Geological Survey Professional Paper 1308, Washington, 25 p.
- FREDERIKSEN, N.O. 1988. *Sporomorph biostratigraphy, floral changes, and paleoclimatology, Eocene and earliest Oligocene of the Eastern Gulf Coast*. U.S. Geological Survey Professional Paper 1448, Washington, 68 p.
- FREDERIKSEN, N.O. 1991. Midwayan (Paleocene) pollen correlations in the eastern United States. *Micropaleontology*, 37(2): 101–123.
- FREDERIKSEN, N.O. & CHRISTOPHER, R.A. 1978. Taxonomy and biostratigraphy of Late Cretaceous and Paleogene triatriate pollen from South Carolina. *Palynology*, 2: 113–145.
- FREDERIKSEN, N.O., CARR, D.R., LOWE, G.D. & WOSIKA, E.P. 1983. Middle Eocene palynomorphs from San Diego, California. *AASP Contribution Series*, 12: 1–155.
- FREDERIKSEN, N.O., EDWARDS, L.E., AGER, T.A. & SHEEHAN, T.P. 2002. Palynology of Eocene strata in the Sagavanirktok and Canning formations on the North Slope of Alaska. *Palynology*, 26: 59–93.
- FRIIS, E.M., PEDERSEN, K.R. & CRANE, P.R. 2004. Araceae from the Early Cretaceous of Portugal: evidence on the emergence of monocotyledons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(47): 16565–16570.
- GALEOTTI, S., DECONTO, R., NAISH, T., STOCCHI, P., FLORINDO, F., PAGANI, M., BARRETT, P., BOHATY, S.M., LANCI, L., POLLARD, D., SANDRONI, S., TALARICO, F.M. & ZACHOS, J.C. 2016. Antarctic Ice Sheet variability across the Eocene-Oligocene boundary climate transition. *Science*, 352(6281): 76–80.
- GAREL, S., QUESNEL, F., JACOB, J., ROCHE, E., LE MILBEAU, C., DUPUIS, C., BOUSSAFIR, M., BAUDIN, F. & SCHNYDER, J. 2014. High frequency floral changes at the Paleocene–Eocene boundary revealed by comparative biomarker and palynological studies. *Organic Geochemistry*, 77: 43–58.



- GASTALDO, R.A., RIEGEL, W., PÜTTMANN, W., LINNEMANN, U.G. & ZETTER, R. 1998. A multidisciplinary approach to reconstruct the Late Oligocene vegetation in central Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 101: 71–94.
- GAUDANT, J., BARRÓN, E., ANADÓN, P., REICHENBACHER, B. & PEÑALVER, E. 2015. Palaeoenvironmental analysis of the Miocene Arcas del Villar gypsum sequence (Spain), based on palynomorphs and cyprinodontiform fishes. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 277(1): 105–124.
- GEDL, P., WOROBIEC, E. & SŁODKOWSKA, B. 2016. Palynology of Lower Oligocene brown coal and lowermost Middle Miocene sand deposits from the Łukowa-4 borehole (Carpathian Foredeep, SE Poland) – implications for palaeogeographical reconstructions. *Geological Quarterly*, 60(4): 29–44.
- GERMERAAD, J.H., HOPPING, C.A. & MULLER, J. 1968. Palynology of Tertiary sediments from tropical areas. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 6: 189–348.
- GIESECKE, T., WOLTERS, S., JAHNS, S. & BRANDE, A. 2012. Exploring Holocene changes in palynological richness in Northern Europe – Dis postglacial immigration matter? *Plos One*, 7(12): e51624.
- GIVNISH, T.J. 2002. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica*, 36(3): 703–743.
- GONZÁLEZ-GUZMÁN, A.E. 1967. *A palynological study on the upper Los Cuervos and Mirador formations (Lower and middle Eocene; Tibu area, Colombia)*. Brill, Leiden 129 p.
- GORIN, G. 1975. Étude palynostratigraphique des sédiments paléogènes de la Grande Limagne (Massif central). *Bulletin du Bureau de Recherches Géologiques et Minières (deuxième série)*, Section I, 3: 147–181.
- GOSLING, W.D., MILLER, C.S. & LIVINGSTONE, D.A. 2013. Atlas of the tropical West African pollen flora. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 199: 1–135.
- GRABOWSKA, I. 1965. The Middle Oligocene age of the Torun clays, based on the spore and pollen analysis. *Kwartalnik Geologiczny*, 9(4): 815–836.
- GRABOWSKA, I. 1974. Stratigraphy of Palaeogene sediments in the Polish Lowlands in the light of research on microflora. *Biuletyn Instytutu Geologicznego*, 281: 67–90.
- GRADSTEIN, F.M., OGG, J.G., SCHMITZ, M.D. & OGG, G.M. 2012. *The Geological Time Scale 2012*. Elsevier, Amsterdam. 1144 p.
- GRENFELL, H.R. 1995. Probable fossil zygnematacean algal spore genera. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 84: 201–220.
- GRIMM, E.C. 2015. *Tilia software version 2.0.41*. [www.tiliait.com](http://www.tiliait.com).
- GRIMM, G.W. & DENK, T. 2012. Reliability and resolution of the coexistence approach - A revalidation using modern-day data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 172: 33–47.
- GRIMM, G.W. & POTTS, A.J. 2016. Fallacies and fantasies: the theoretical underpinnings of the Coexistence Approach for palaeoclimate reconstruction. *Climate of the Past*, 12: 611–622.
- GRIMM, G.W., BOUCHAL, J.M., DENK, T. & POTTS, A. 2016. Fables and foibles: A critical analysis of the Palaeoflora database and the Coexistence Approach for palaeoclimate reconstruction. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 233: 216–235.
- GRÍMSSON, F. & ZETTER, R. 2011. Combined LM and SEM study of the Middle Miocene (Sarmatian) palynoflora from the Lavanttal Basin, Austria: Part II. Pinophyta (Cupressaceae, Pinaceae and Sciadopityaceae). *Grana*, 50(4): 262–310.
- GRÍMSSON, F., DENK, T. & ZETTER, R. 2008. Pollen, fruits, and leaves of *Tetracentron* (Trochodendraceae) from the Cainozoic of Iceland and western North America and their palaeobiogeographic implications. *Grana*, 47: 1–14.

- GRÍMSSON, F., FERGUSON, D.K. & ZETTER, R. 2012. Morphological trends in the fossil pollen of *Decodon* and the paleobiogeographic history of the genus. *International Journal of Plant Sciences*, 173(3): 297–317.
- GRÍMSSON, F., ZETTER, R., GRIMM, G.W., PEDERSEN, G.K., PEDERSEN, A.K. & DENK, T. 2015. Fagaceae pollen from the early Cenozoic of West Greenland: revisiting Engler's and Chaney's Arcto-Tertiary hypotheses. *Plant Systematics and Evolution*, 301(2): 809–832.
- GRUAS-CAVAGNETTO, C. 1968. Étude palynologique des divers gisements du Sparnacien du Bassin de Paris. *Mémoires de la Société Géologique de France*, 110: 1–144.
- GRUAS-CAVAGNETTO, C. 1973. Première contribution à l'étude de la palynoflore de la formation de Célas (Bassin d'Alès, Gard). *Paléobiologie continentale*, 4(2): 1–13.
- GRUAS-CAVAGNETTO, C. 1974a. La palynoflore et le microplancton du Priabonien dans sa localité-type (Prov. Vicenza, Italie). *Bulletin de la Société Géologique de France*, (7) XVI: 86–90.
- GRUAS-CAVAGNETTO, C. 1974b. Associations sporopolliniques et microplanctoniques de l'Éocène et l'Oligocène inférieur du bassin de Paris. *Paléobiologie continentale*, 5(2): 1–20.
- GRUAS-CAVAGNETTO, C. 1976. Étude palynologique du Paléogène du sud de l'Angleterre. *Cahiers de Micropaléontologie*, 1: 5–49.
- GRUAS-CAVAGNETTO, C. 1978. Étude palynologique de l'Éocène du Bassin Anglo-Parisien. *Mémoires de la Société Géologique de France*, 131: 1–64.
- GRUAS-CAVAGNETTO, C. 1987. Nouveaux éléments megathermes dans la palynoflore eocène du bassin parisien. *Mémoire Travaux E.P.H.E., Institute de Montpellier*, 17: 207–233.
- GRUAS-CAVAGNETTO, C. 1989. La palynoflore (spores et pollens) du Priabonien stratotypique (Vicentin, Italie du nord). *Revue de Paléobiologie*, 8: 95–120.
- GUENNEL, G.K. 1952. *Fossil spores of the Alleghenian coals in Indiana*. Indiana Geological Survey. Report of Progress No. 4, 40 p.
- GUY-OHLSON, D. 1992. Botryococcus as an aid in the interpretation of palaeoenvironment and depositional processes. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 71: 1–15.
- HAMILTON, A.C. & PERROTT, R.A. 1981. A study of altitudinal zonation in the montane forest belt of Mt. Elgon, Kenya/Uganda. *Vegetatio*, 45: 107–125.
- HAMILTON, A.C. & BENSTED-SMITH, R. 1989. *Forest conservation in the East Usambara Mountains, Tanzania*. IUCN, Gland (Suiza) y Cambridge (UK). 392 p.
- HARBERT, R.S. & NIXON, K.C. 2015. Climate reconstruction analysis using coexistence likelihood estimation (CRACLE): A method for the estimation of climate using vegetation. *American Journal of Botany*, 102(8): 1277–1289.
- HASELDONCKX, P. 1973. The palynology of some Palaeogene deposits between the Rio Esera and the Rio Segre, southern Pyrenees, Spain. *Leidse Geologische Mededelingen*, 49: 145–165.
- HAWTHORNE, W. & JONGKIND, C. 2006. *Woody plants of Western African forests (A guide to the forest trees, shrubs and lianes from Senegal to Ghana)*. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey. 1023 p.
- HEAD, M.J. 1992. Zygosporangia of the Zygnemataceae (Division Chlorophyta) and other freshwater algal spores from the uppermost Pliocene St. Erth Beds of Cornwall, southwestern England. *Micropaleontology*, 38(3): 232–260.
- HEER, O. 1868–1883. *Flora Fossilis Arctica. Die Fossile Flora der Polarländer*. Vol. 1–7. F. Sculthess, Zürich. 324 p.
- HEREDIA, N., RODRÍGUEZ-FERNÁNDEZ, L.R., VEGAS, R., DE VICENTE, S., CLOETINGH, S., GINER, J. & GONZÁLEZ CASADO, J.M. 2004. Cadenas cenozoicas del Noroeste

- peninsular. En: J.A. Vera (eds.), *Geología de España*. Sociedad Geológica de España – Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, p. 619–621.
- HERMAN, A.B., SPICER, R.A., ALEKSANDROVA, G.N., YANG, J., KOFRUL, T.M., MASLOVA, N.P., SPICER, T.E.V., CHEN, G. & JIN, J.-H. 2017. Eocene–early Oligocene climate and vegetation change in southern China: Evidence from the Maoming Basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, En Prensa: doi: 10.1016/j.palaeo.2017.04.023.
- HERRMAN, M. 2007. *Rekonstruktion der klima- und vegetationsgeschichte im Oberoligozän*. Tesis, Eberhard-Karls Universität, Tübingen, 255 p.
- HESSE, M. & ZETTER, R. 2005. Ultrastructure and diversity of recent and fossil zona-aperturate pollen grains. *Plant Systematics and Evolution*, 255: 145–176.
- HESSE, M. & ZETTER, R. 2007. The fossil pollen record of Araceae. *Plant Systematics and Evolution*, 263: 93–115.
- HESSE, M., HALBRITTER, H., ZETTER, R., WEBER, M., BUCHNER, R., FROSCH-RADIVO, A. & ULRICH, S. 2009. *Pollen terminoogy. An illustrated handbook*. SpringerWienNewYork, Viena. 266 p.
- HEYWOOD, V.H. 1985. *Flowering plants of the World*. Croom Helm Ltd., London. 335 p.
- HIJMAN, R.J., CAMERON, S.E., PARRA, J.L., JONES, P.G. & JARVIS, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965–1978.
- HOCHULI, P.A. 1978. Palynological investigations of the Oligocene and the Early Miocene of the Central and Western Paratethys. *Beiträge zur Paläontologie Österreich-Ungarns und des Orients*, 4: 1–132.
- HONG, D.-Y. & BLACKMORE, S. 2015. *Plants of China: A companion to the flora of China*. Cambridge University Press, Cambridge. 474 p.
- HOPKINS, J.A. & MCCARTHY, F.M.G. 2002. Post-depositional palynomorph degradation in Quaternary shelf sediments: A laboratory experiment studying the effects of progressive oxidation. *Palynology*, 26: 167–184.
- HUERTA, A., PARÉS, J.M., CABRERA, L., FERRÚS, B. & SÁEZ, A. 1997. Magnetocronología de las sucesiones cenozoicas de la cuenca de As Pontes (La Coruña, Noroeste de España). *Acta Geologica Hispanica*, 32: 127–145.
- HUERTA, A., PARÉS, J.M., CABRERA, L., FERRÚS, B., SÁEZ, A. 1996a. Datación magnetoestratigráfica de la cuenca terciaria de As Pontes (Galicia, NW de España). *Geogaceta*, 20(5): 1021–1024.
- HUERTA, A., PARÉS, J.M., CABRERA, L., FERRÚS, B., SÁEZ, A. 1996b. Deformación contractiva del margen noroeste ibérico: implicaciones tectónicas del estudio paleomagnético de la Cuenca de As Pontes (NW España). *Geogaceta*, 20(4): 939–942.
- IVANOV, D. 1995. Palynological data about the presence of the family Symplocaceae in the Miocene of northwestern Bulgaria. *Geologica Carpathica*, 46(1): 37–40.
- IVANOV, D. 2004. Pollen of some exotic plants in the Neogene of Bulgaria. *Acta Palaeobotanica*, 44(1): 69–77.
- IVANOV, D. 2015. Climate and vegetation change during the late Miocene in southwest Bulgaria based on pollen data from the Sandanski Basin. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 221: 128–137.
- IVANOV, D., ASHRAF, A.R., MOSBRUGGER, V. & PALAMAREV, E. 2002. Palynological evidence for Miocene climate change in the Forecarpathian Basin (Central Paratethys, NW Bulgaria). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 178: 19–37.

- IVANOV, D., ASHRAF, A.R., UTESCHER, T., MOSBRUGGER, V. & SLAVOMIROVA, E. 2007a. Late Miocene vegetation and climate of the Balkan region: palynology of the Beli Breg coal Basin sediments. *Geologica Carpathica*, 58(4): 367–381.
- IVANOV, D., UTESCHER, T., ASHRAF, A.R., MOSBRUGGER, V., BOZUKOV, V., DJORGOVA, N. & SLAVOMIROVA, E. 2012. Late Miocene palaeoclimate and ecosystem dynamics in southwestern Bulgaria – A study based on pollen data from the Gotse-Delchev Basin. *Turkish Journal of Earth Sciences*, 21: 187–211.
- IVANOV, D.A., ASHRAF, A.R. & MOSBRUGGER, V. 2007b. Late Oligocene and Miocene climate and vegetation in the Eastern Paratethys area (northeast Bulgaria), based on pollen data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 255: 342–360.
- IVANY, L.C., PATTERSON, W.P. & LOHMANN, K.C. 2000. Cooler winters as a possible cause of mass extinctions at the Eocene/Oligocene boundary. *Nature*, 407: 887–890.
- JACOBSON, S.R. & BRADSHAW, R.H.W. 1981. The selection of sites for paleovegetational studies. *Quaternary Research*, 16(1): 80–96.
- JAHNS, S. 2007. Palynological investigations into the Late Pleistocene and Holocene history of vegetation and settlement at the Löddigsee, Mecklenburg, Germany. *Vegetation History and Archaeobotany*, 16: 157–169.
- JANSONIUS, J. & HILLS, L.V. 1981. *Genera file of fossil spores*. Special publication – Dept. Geology University of Calgary – Canada.
- JARAMILLO, C. 1999. *Middle Paleogene palynology of Colombia, South America: Biostratigraphic, sequence stratigraphic, and diversity implications*. Tesis, University of Florida, 417 p.
- JARAMILLO, C., RUEDA, M. & TORRES, V. 2011. A palynological zonation for the Cenozoic of the Llanos and Llanos Foothills of Colombia. *Palynology*, 35(1): 46–84.
- JARDINE, P.E. 2011. *Spatial and temporal diversity trends in an extra-tropical megathermal vegetation type: The Early Palaeogene pollen and spore record from the US Gulf Coast*. Tesis, University of Birmingham, 440 p.
- JARDINE, P.E., FRASER, W.T., LOMAX, B.H. & GOSLING, W.D. 2015. The impact of oxidation on spore and pollen chemistry. *Journal of Micropalaeontology*, 34: 139–149.
- JIMÉNEZ-MORENO, G., BURJACHS, F., EXPOSITO, I., OMS, O., CARRANCHO, A., VILLALAIN, J.J., AGUSTÍ, J., CAMPENY, G., GÓMEZ DE SOLER, B. & MADE, J.V.D. 2013. Late Pliocene vegetation and orbital-scale climate changes from the western Mediterranean area. *Global and Planetary Change*, 108: 15–28.
- JIMÉNEZ MORENO, G. 2005. *Utilización del análisis polínico para la reconstrucción de la vegetación, clima y estimación de paleoaltitudes a lo largo del arco alpino europeo durante el Mioceno (21-8 Ma)*. Tesis, Universidad de Granada, Granada, 313 p.
- JIMÉNEZ MORENO, G. 2006. Progressive substitution of a subtropical forest for a temperate one during the middle Miocene climate cooling in Central Europe according to palynological data from cores Tengelic-2 and Hidas-53 (Pannonian Basin, Hungary). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 142(1–2): 1–14.
- JIMÉNEZ MORENO, G. & SUC, J.P. 2007. Middle Miocene latitudinal climatic gradient in Western Europe: evidence from pollen records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 253: 208–225.
- JIMÉNEZ MORENO, G., FAUQUETTE, S. & SUC, J.P. 2010. Miocene to Pliocene vegetation reconstruction and climate estimates in the Iberian Peninsula from pollen data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162: 403–415.
- JIMÉNEZ MORENO, G., FAUQUETTE, S., SUC, J.P. & ABDUL AZIZ, H. 2007a. Early Miocene repetitive vegetation and climatic changes in the lacustrine deposits of the Rubielos

- de Mora Basin (Teruel, NE Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 250: 101–113.
- JIMÉNEZ MORENO, G., ABDUL AZIZ, H., RODRÍGUEZ TOVAR, F.R., PARDO IGÚZQUIDA, E. & SUC, J.P. 2007b. Palynological evidence for astronomical forcing in Early Miocene lacustrine deposits from Rubielos de Mora Basin (NE Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 252: 601–616.
- JIMÉNEZ MORENO, G., RODRÍGUEZ TOVAR, F.J., PARDO IGÚZQUIZA, E., FAUQUETTE, S., SUC, J.P. & MÜLLER, P. 2005. High-resolution palynological analysis in late early-middle Miocene core from Pannonian Basin, Hungary: climatic changes, astronomical forcing and eustatic fluctuations in the Central Paratethys. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 216: 73–97.
- JOLLY, D., BONNEFILLE, R. 1992. Histoire et dynamique du marécage tropical de Ndurumu (Burundi), données polliniques. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 75: 133–151.
- KAPLAN, D., MUÑOZ-CARPENA, R., MORTL, A. & LI, Y.C. 2007. Humedad y salinidad del suelo en un pantano de ciprés calvo (*Taxodium distichum*) impactado por intrusión de agua salina. *Estudios de la zona no saturada del suelo*, 8: 257–266.
- KAYSERİ-ÖZER, M.S., SÖZBİLİR, H. & AKGÜN, F. 2014. Miocene palynoflora of the Kocaçay and Cumaovasi basins: a contribution to the synthesis of Miocene palynology, palaeoclimate, and palaeovegetation in western Turkey. *Turkish Journal of Earth Sciences*, 23: 233–259.
- KEDVES, M. 1964. Sporomorphes nouveaux des couches eocènes de Hongrie. *Pollen et Spores*, 6(1): 195–201.
- KEDVES, M. 1965. Palynological investigations on the Lower Eocene layers in the surrounding Country of Iszkaszentgyörgy. *Acta Biologica (Szeged)*, 11: 33–50.
- KEDVES, M. 1970. Études palynologiques des couches du Tertiaire inférieur de la Région Parisienne. *Pollen et Spores*, 12(1): 83–97.
- KEDVES, M. 1973. Paleogene fossil sporomorphs of the Bakony Mountains, I. *Studia Biologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 12: 1–134.
- KEDVES, M. 1974. Paleogene fossil sporomorphs of the Bakony Mountains, II. *Studia Biologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 13: 1–124.
- KEDVES, M. 1978. Paleogene fossil sporomorphs of the Bakony Mountains, III. *Studia Biologica Hungarica*, 15: 1–166.
- KEDVES, M. 1980. Morphological investigation of recent palmae pollen grains. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 26(3–4): 339–373.
- KEDVES, M. 1992. Études palynologiques des couches du Tertiaire Inférieur de la région parisienne. VII. *Acta Biologica Szegediensis*, 38(1–4): 33–46.
- KEDVES, M. 1997. Études palynologiques des couches du Tertiaire inférieur de la région parisienne. VIII. *Plant Cell Biology and Development*, 8: 34–43.
- KEDVES, M. 2000. Palynological investigations on hungarian Neogene lignites. *Plant Cell Biology and Development*, 11: 58–78.
- KEDVES, M. & BOHONY, E. 1966. Observations sur quelques pollens de palmiers provenant des couches tertiaires de Hongrie. *Pollen et Spores*, 8(1): 141–147.
- KENNISH, M.J. 2000. *Practical handbook of marine science*. 3<sup>rd</sup> Edition, CRC Press, Florida. 896 p.
- KLOOSTERBOER-VAN HOEVE, M.L., STEENBRINK, J., VISSCHER, H. & BRINKHUIS, H. 2006. Millennial-scale climatic cycles in the Early Pliocene pollen record of Ptolemais, northern Greece. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 229: 321–334.

- KMENTA, M. & ZETTER, R. 2013. Combined LM and SEM study of the upper Oligocene/lower Miocene palynoflora from Altmittweida (Saxony): providing new insights into Cenozoic vegetation evolution of Central Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 195: 1–18.
- KNOBLOCH, E., KVAČEK, Z., BUŽEK, C., MAI, D.H. & BATTEN, J.D. 1993. Evolutionary significance of floristic changes in the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Palaeogene, with particular reference to Central Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 78: 41–54.
- KÖHLER, E. 1981. Pollen morphology of the West Indian - Central American species of the genus *Buxus* L. (Buxaceae) with reference to taxonomy. *Pollen et Spores*, 23(1): 37–91.
- KOHLMAN-ADAMSKA, A. 1993. Pollen analysis of the Neogene deposits from the Wyrzysk region, north-western Poland. *Acta Palaeobotanica*, 31(3): 91–297.
- KOHLMAN-ADAMSKA, A. & ZIEMBIŃSKA-TWORZYDŁO, M. 2000. Morphological variability and botanical affinity of some species of the genus *Tricolporopollenites* Pf. et Thoms. from the Middle Miocene lignite association at Lubstów (Konin region – Central Poland). *Acta Palaeobotanica*, 40(1): 49–71.
- KOHLMAN-ADAMSKA, A., ZIEMBIŃSKA-TWORZYDŁO, M. & ZASTAWNIAK, E. 2004. In situ pollen in some flowers and inflorescences in the Late Miocene flora of Sośnica (SW Poland). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 132: 261–280.
- KOVÁČOVÁ, M., DOLÁKOVÁ, N. & KOVÁČ, M. 2011. Miocene vegetation pattern and climate change in the northwestern Central Paratethys domain (Czech and Slovak Republic). *Geologica Carpathica*, 62(3): 251–266.
- KOVAR-EDER, J. & KVAČEK, Z. 2007. The integrated plant record (IPR) to reconstruct Neogene vegetation: the IPR-vegetation analysis. *Acta Palaeobotanica*, 47: 391–418.
- KOVAR-EDER, J., MELLER, B., ZETTER, R. 1998. Comparative investigations on the basal fossiliferous layers at the opencast mine Oberdorf (Köflach-Voitsberg lignite deposit, Styria, Austria; Early Miocene). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 101: 125–145.
- KRUTZSCH, W. 1959a. Mikropaläontologische (sporenpaläontologische) Untersuchungen in der Braunkohle des Geiseltales. *Geologie*, 21–22: 1–425.
- KRUTZSCH, W. 1959b. Einige neue formgattungen und -arten von sporen und pollen aus der mittel-Europäischen oberkreide und dem Tertiär. *Palaeontographica Abt. B*, 105(5–6): 125–157.
- KRUTZSCH, W. 1960. Über Thomsonipollis magnificus (Th. & Pf. 1953) n. fgen. n. comb. und Bemerkungen zur regionalen Verbreitung einiger Pollengruppen im älteren Paläogen. *Freiberger Forschungshefte, Reihe C Geowissenschaften*, 86: 54–65.
- KRUTZSCH, W. 1961a. Beitrag zur Sporenpaläontologie der präoberoligozänen kontinentalen und marinen Tertiärablagerungen Brandenburgs. *Berichte der Geologische Gesellschaft*, 5(1–4): 290–343.
- KRUTZSCH, W. 1961b. Über Funde von "ephedroiden" Pollen im deutschen Tertiär. *Geologie*, 32: 15–53.
- KRUTZSCH, W. 1962a. Mikropaläontologische (sporenpaläontologische) Untersuchungen in der Braunkohle des Geiseltales II. Die Formspezies der Pollengattung Pentapollenites Krutzsch 1958. *Paläontologische Abhandlungen*, 2: 75–103.
- KRUTZSCH, W. 1962b. *Atlas der mittel- und jungtertiären dispersen Sporen- und Pollen- sowie der Mikroplanktonformen des nördlichen Mitteleuropas. I.* VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin, 108 p.
- KRUTZSCH, W. 1962c. Stratigraphisch bsw. botanisch wichtige neue Sporen- und Pollenformen aus dem deutschen Tertiär. *Geologie*, 11(3): 265–308.

- KRUTZSCH, W. 1963a. Zur regionalen und stratigraphischen Verbreitung von *Aglaoreidia cyclops* Erdtman 1960. *Grana Palynologica*, 4(1): 121–129.
- KRUTZSCH, W. 1963b. *Atlas der mittel- und jungtertiären dispersen Sporen- und Pollen- sowie der Mikroplanktonformen des nördlichen Mitteleuropas. II.* VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, 141 p.
- KRUTZSCH, W. 1963c. *Atlas der mittel- und jungtertiären dispersen Sporen- und Pollen- sowie der Mikroplanktonformen des nördlichen Mitteleuropas. III.* VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, 128 p.
- KRUTZSCH, W. 1966a. Zur Kenntnis der präquartären periporaten Pollenformen. *Geologie*, 15(55): 16–71.
- KRUTZSCH, W. 1966b. Die sporenstratigraphische Gliederung des älteren Tertiärs im nördlichen Mitteleuropa (Paleozän-Mitteloligozän). Methodische Grundlagen und gegenwärtiger Stand der Untersuchungen. *Abhandlungen des Zentralen Geologischen Institutes*, 8: 112–149.
- KRUTZSCH, W. 1967. *Atlas der mittel- und jungtertiären dispersen Sporen- und Pollen- sowie der Mikroplanktonformen des nördlichen Mitteleuropas. IV-V.* VEB Gustav Fischer Verlag Jena, 232 p.
- KRUTZSCH, W. 1968. Über einige weitere stratigraphisch bzw. botanisch wichtige neue Pollenformen aus dem mitteleuropäischen Alttertiär. *Mber. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin*, 10(10): 791–802.
- KRUTZSCH, W. 1969. Über einige stratigraphisch wichtige neue Longaxoner-Pollen aus dem mitteleuropäischen Alttertiär. *Geologie*, 18(4): 472–487.
- KRUTZSCH, W. 1970a. Einige neue Pollenformen aus den Familien der Tiliaceen, Bombacaceen und Sterculiaceen aus dem mitteleuropäischen Alttertiär. *Jahrbuch für Geologie*, 3: 275–307.
- KRUTZSCH, W. 1970b. *Atlas der mittel- und jungtertiären dispersen Sporen- und Pollen- sowie der Mikroplanktonformen des nördlichen Mitteleuropas. VII.* VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 175 p.
- KRUTZSCH, W. 1970c. *Reevesiapollis*, ein neues Pollengenuss der Sterculiaceen aus dem mitteleuropäischen Tertiär. *Feddes Repertorium*, 81(6–7): 371–384.
- KRUTZSCH, W. & MEJEWSKI, J. 1967. Zur Methodik der pollenstratigraphischen Zonengliederung im Jungtertiär Mitteleuropas. *Abhandlungen des Zentralen Geologischen Institutes*, 10: 83–98.
- KRUTZSCH, W. & VANHOORNE, R. 1977. Die pollenflora von epinois und loksbergen in Belgien. *Palaeontographica Abt. B*, 163: 1–100.
- KUNZMANN, L., KVAČEK, Z., MAI, D.H. & WALTHER, H. 2009. The genus *Taxodium* (Cupressaceae) in the Palaeogene and Neogene of Central Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 153: 153–183.
- KVAČEK, Z. 2007. Do extant nearest relatives of thermophile European Cenozoic plant elements reliably reflect climatic signal? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 253: 32–40.
- KVAČEK, Z. 2010. Forest flora and vegetation of the European early Palaeogene – a review. *Bulletin of Geosciences*, 85(1): 63–76.
- KVAČEK, Z., MANUM, S.B. & BOULTER, M.C. 1994. Angiosperms from the Palaeogene of Spitsbergen, including an unfinished work by A.G. Nathorst. *Palaeontographica Abt. B*, 232: 103–128.
- KVAČEK, Z., WALTHER, H. & BUZEK, C. 2007. Tertiary macrofloras of the Bohemian Massif: a review with correlations within Boreal and Central Europe. *Bulletin of Geosciences*, 84(4): 383–408.

- LARSSON, L.M., VAJDA, V. & RASMUSSEN, E.R. 2006. Early Miocene pollen and spores from western Jylland, Denmark - environmental and climatic implications. *Journal of the Geological Society of Sweden (GFF)*, 128: 261–272.
- LASKAR, J., ROBUTEL, P., JOUTEL, F., GASTINEAU, M., CORREIA, A.C.M. & LEVRARD, B. 2004. A long term numerical solution for the insolation quantities of the Earth. *Astronomy & Astrophysics*, 285: 261–285.
- LAWRENCE, D.R. 1971. The nature and structure of Paleoecology. *Journal of Paleontology*, 45: 593–607.
- LEAL, A., BERRÍO, J.C., RAIMÚNDEZ, E., BILBAO, B. 2011. A pollen atlas of premontane woody and herbaceous communities from the upland savannas of Guayana, Venezuela. *Palynology*, 35(2): 226–266.
- LEBAMBA, J., VINCENS, A., JOLLY, D., NGOMANDA, A., SCHEVIN, P., MALEY, J. & BENTALEB, I. 2009. Modern pollen rain in savanna and forest ecosystems of Gabon and Cameroon, Central Atlantic Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 153: 34–45.
- LEGOUX, O. 1978. Quelques espèces de pollen caractéristiques du Néogène du Nigéria. *Bulletin des Centres de Recherches exploration-production Elf-Aquitaine*, 2(2): 265–317.
- LENZ, O.K., WILDE, V. & RIEGEL, W. 2011. Short-term fluctuations in vegetation and phytoplankton during the Middle Eocene greenhouse climate: a 640-kyr record from the Messel oil shale (Germany). *International Journal of Earth Science*, 100: 1851–1874.
- LEOPOLD, E.B., LIU, G. & CLAY-POOLE, S. 1992. Low-biomass vegetation in the Oligocene? En: D.R. Prothero & W.A. Berggren (eds.), *Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton University Press, Princeton, p. 399–420.
- LINDGREN, S. 1981. Remarks on the taxonomy, botanical affinities, and distribution of leiospheres. *Stockholm Contributions in Geology*, 38(1): 1–20.
- LIU, Y.S., ZETTER, R., FERGUSON, D.K. & MOHR, B.A.R. 2007. Discriminating fossil evergreen and deciduous *Quercus* pollen: a case study from the Miocene of eastern China. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 145: 289–303.
- LIU, Z., PAGANI, M., ZINNIKER, D., DECONTO, R., HUBER, M., BRINKHUIS, H., SHAH, S.R., LECKIE, R.M. & PEARSON, A. 2009. Global cooling during the Eocene-Oligocene climate transition. *Science*, 323(5918): 1187–1190.
- LÓPEZ-MARTÍNEZ, N., FERNÁNDEZ-MARRÓN, M.T., PELÁEZ-CAMPOMANES, P. & DE LA PEÑA-ZARZUELO, A. 1993. Estudio paleontológico en las cuencas terciarias de Galicia. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 6(3–4): 19–28.
- LÓPEZ GONZÁLEZ, G. 2002. *Guía de los árboles y arbustos de la Península Ibérica y Baleares*. Mundi-Prensa, Madrid. 894 p.
- LOUWYE, S. & DE SCHEPPER, S. 2010. The Miocene–Pliocene hiatus in the southern North Sea Basin (northern Belgium) revealed by dinoflagellate cysts. *Geological Magazine*, 147(5): 760–776.
- LUNAR, R., MORENO, T., LOMBARDEO, M., REGUEIRO, M., LÓPEZ-VERA, F., MARTÍNEZ DEL OLMO, W., MALLO GARCÍA, J.M., SAENZ DE SANTA MARÍA, J.A., GARCÍA-PALOMERO, F., HIGUERAS, P., ORTEGA, L. & CAPOTE, R. 2002. Economic and environmental geology. En: W. Gibbons & T. Moreno (eds.), *The Geology of Spain*. The Geological Society, London, p. 501–502.
- LUND, J. 1989. A late Paleocene non-marine microflora from the interbasaltic coals of the Faeroe Islands, North Atlantic. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 37: 181–203.



- MACÍAS-GARCÍA, I., PÉREZ ALBERTI, A., MARTÍNEZ CORTIZAS, A., NIETO, C., PÉREZ OTERO, X.L., MONTERROSO, M.C., GARCÍA GONZÁLEZ, M.T., VALLE, R. & MACÍAS, F. 2007. 11 millones de años de ciclos de biostaxia-resistaxia en la cuenca oligoceno-miocénica de As Pontes en Galicia. *Edafología*, 14: 67–98.
- MACH, K., SÝKOROVÁ, I., KONZALOVÁ, M. & OPLUŠTIL, S. 2013. Effect of relative lake-level changes in mire-lake system on the petrographic and floristic compositions of a coal seam, in the Most Basin (Miocene), Czech Republic. *International Journal of Coal Geology*, 105: 120–136.
- MADDISON, D.R., SCHULZ, K.S. & MADDISON, W.P. 2007. The Tree of Life Web Project. *Zootaxa*, 1668: 19–40.
- MAGURRAN, A.E. 2003. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford. 256 p.
- MAI, D.H. 1961. Über eine fossile Tiliaceen-Blüte und tilioiden Pollen aus dem deutschen Tertiär. *Geologie*, 32: 34–94.
- MAI, D.H. 1989. Development and regional differentiation of the european vegetation during the Tertiary. *Plant Systematics and Evolution*, 162: 79–91.
- MAI, D.H. 1991. Palaeofloristic changes in Europe and the confirmation of the Arctotertiary-Palaeotropical geofloral concept. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 68: 29–36.
- MAI, D.H. 1995. *Tertiäre vegetationsgeschichte Europas*. G. Fischer, Jena; Stuttgart; New York. 691 p.
- MAI, D.H. 1998. Contribution to the flora of the middle Oligocene Calau Beds in Bradenburg, Germany. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 101: 43–70.
- MANCHESTER, S.R. 1999. Biogeographical relationships of North American Tertiary floras. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86: 472–522.
- MARCHANT, R., ALMEIDA, L., BEHLING, H., BERRIO, J.C., BUSH, M., CLEEF, A. & DUIVENVOORDEN, J. 2002. Distribution and ecology of parent taxa of pollen lodged within the Latin American Pollen Database. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 121: 1–75.
- MARTÍN-CLOSAS, C. & GOMEZ, B. 2004. Taphonomie des plantes et interprétations paléoécologiques. Une synthèse. *Geobios*, 37: 65–88.
- MARTÍNEZ, C., MADRIÑÁN, S., ZAVADA, M. & JAMARILLO, C.A. 2013. Tracing the fossil pollen record of Hedyosmum (Chloranthaceae), an old lineage with recent Neotropical diversification. *Grana*, 52(3): 161–180.
- MATHIASSEN, R.L. 1996. Dwarf mistletoes in forest canopies. *Northwest Science*, Special Issue, 70: 61–71.
- MATTHIAS, I. & GIESECKE, T. 2014. Insights into pollen source area, transport and deposition from modern pollen accumulation rates in lake sediments. *Quaternary Science Reviews*, 87: 12–23.
- MCINTYRE, D.J. 1965. Some new pollen species from New Zealand Tertiary deposits. *New Zealand Journal of Botany*, 3: 204–214.
- MÉDUS, J. 1965a. L'évolution biostratigraphique d'une lagune Néogène de Galice (Espagne). *Pollen et Spores*, 7(2): 381–393.
- MÉDUS, J. 1965b. *Contribution palynologique à la connaissance de la flore et de la végétation Néogène de l'ouest de l'Espagne. Étude des "sédiments récents" de la Galice*. Tesis, Université des Sciences de Montpellier, Montpellier, 91 p.
- MÉDUS, J. & NONN, H. 1963. Premières résultats d'analyses polliniques à Puentes de García Rodríguez (province de Galice, Espagne) et conclusions géomorphologiques qui en découlent. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 256: 1570–1572.

- MÉDUS, J. & PAIRIS, J.L. 1990. Reworked pollen assemblages and the Eocene-Oligocene boundary in the Paleogene of the western external French Alps. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 81: 59–78.
- MEGGERS, B.J., AYENSU, E.S. & DUCKWORTH, W.D. 1973. *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review*. Smithsonian Institution Press, Washington. 350 p.
- MEIJDEN, R.V.D. 1970. A survey of the pollenmorphology of the Indo-Pacific species of *Symplocos* (Symplocaceae). *Pollen et Spores*, 12(4): 513–551.
- MENÉNDEZ AMOR, J. 1975. Análisis paleobotánico de algunas muestras de lignitos procedentes de Puentes de García Rodríguez (La Coruña). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (sección Geología)*, 73: 121–124.
- MÉNOURET, B., CHÂTEAUNEUF, J.J., NURY, D. & PEIGNÉ, S. 2015. Aubenas-las-Alpes, a forgotten Oligocene mammalian site in Provence (S-E France). Part I – Carnivora, Perissodactyla and microflora. *Annales de Paleontologie*, 101: 241–250.
- MEON-VILAIN, H. 1968. Analyses sporo-polliniques dans l'Helvétien-type du Imihubel (Berne). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 61(2): 435–457.
- MEULENKAMP, J.E. & SISSINGH, W. 2003. Tertiary palaeogeography and tectonostratigraphic evolution of the Northern and Southern Peri-Tethys platforms and the intermediate domains of the African–Eurasian convergent plate boundary zone. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 196: 209–228.
- MILLER, K.G., MOUNTAIN, G.S., BROWNING, J.V., KOMINZ, M., SUGARMAN, P.J., CHRISTIE-BLICK, N., KATZ, M.E. & WRIGHT, J.D. 1998. Cenozoic global sea level, sequences, and the New Jersey transect: Results from coastal plain and continental slope drilling. *Reviews of Geophysics*, 36(4): 569–601.
- MOORE, P.D., WEBB, J.A. & COLLINSON, M.E. 1991. *Pollen Analysis*. 2<sup>nd</sup> Edition. Blackwell Scientific Publications, London. 215 p.
- MORLEY, R.J. 1996. Biostratigraphic characterization of systems tracts in Tertiary sedimentary basins. *Proceeding of the International Symposium on Sequence Stratigraphy in SE Asia*, p. 49–71.
- MOSBRUGGER, V. 1995. New methods and approaches in Tertiary palaeoenvironmental research. *Abhandlungen des Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden*, 41: 41–52.
- MOSBRUGGER, V. 1999. The nearest living relative method. En: T.P. Jones & N.P. Rowe (eds.), *Fossil Plants and Spores: modern techniques*. The Geological Society, London, p. 261–265.
- MOSBRUGGER, V. & UTESCHER, T. 1997. The coexistence approach – a method for quantitative reconstruction of Tertiary terrestrial palaeoclimate data using plant fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 134: 61–86.
- MOSBRUGGER, V., UTESCHER, T. & DILCHER, D.L. 2005. Cenozoic continental climatic evolution of Central Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(42): 14964–14969.
- MUDIE, P.J., MARRET, F., ROCHON, A. & AKSU, A.E. 2010. Non-pollen palynomorphs in the Black Sea corridor. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19: 531–544.
- MULLER, J. 1981. Fossil pollen record of extant angiosperms. *The Botanical Review*, 47: 1–142.
- NAGY, E. 1963a. Some new spore and pollen species from the Neogene of the Mecsek Mountain. *Acta Botanica Hungarica*, 9(3–4): 387–404.
- NAGY, E. 1963b. Spores et pollens nouveaux d'une coupe de la Briqueterie d'Eger (Hongrie). *Pollen et Spores*, 5(2): 397–412.

- NAGY, E. 1969. Palynological elaborations of the Miocene layers of the Mecsek Mountains. *Annales Instituti Geologici Publici Hungarici*, 52(2): 235–649.
- NAGY, E. 1985. Sporomorphs of the Neogene in Hungary. *Geologica Hungarica, Seria Palaeontologica*, 47: 1–470.
- NAGY, E. 1997. A palynological study of the Transdanubian alginites. En: L. Hably (eds.), *Early Pliocene volcanic environment, flora and fauna from Transdanubia, West Hungary*. Hungarian Natural History Museum, Budapest, p. 153–175.
- NAGY, E. 2005. Palynological evidence for Neogene climatic change in Hungary. *Occasional Papers of the Geological Institute of Hungary*, 205: 1–120.
- NICHOLS, D.J. 1973. North American and European species of *Momipites* ("Engelhardtia") and related genera. *Geoscience and Man*, 7(1): 103–117.
- NICHOLS, D.J. 1995. The role of palynology in paleoecological analyses of Tertiary coals. *International Journal of Coal Geology*, 28: 139–159.
- NICHOLS, D.J. & OTT, H.L. 1978. Biostratigraphy and evolution of the *Momipites*–*Caryapollenites* lineage in the early Tertiary in the Wind River Basin, Wyoming. *Palynology*, 2: 93–112.
- NICHOLS, G. 2009. *Sedimentology and Stratigraphy*. 2nd. Edition. Wiley-Blackwell, 419 p.
- NONN, H. 1966. Les régions côtières de la Galicie (Espagne). Étude géomorphologique. *Publications de la Faculté des Lettres de Strasbourg*, 3: 1–591.
- NONN, H. & MÉDUS, J. 1963. Primeros resultados geomorfológicos y palinológicos referentes a la cuenca de Puentes de García Rodríguez (Galicia). *Trabajos del Laboratorio Geológico de Lage (Coruña)*, 15: 87–94.
- OBRITZHAUSER-TOIFL, H. 1954. Pollenanalytische (palynologische) Untersuchungen an der untermiozänen Braunkohle von Langau bei Geras, N.-Ö. *Österreichische Akademie der Wissenschaften, Math.-Nat. Klasse, Abt. I*, 163: 325–374.
- OLSEN, P.E. 1986. A 40-million-year lake record of Early Mesozoic orbital climatic forcing. *Science*, 234: 842–848.
- OLSEN, P.E. & KENT, D.V. 1999. Long-period Milankovitch cycles from the Late Triassic and Early Jurassic of eastern North America and their implications for the calibration of the Early Mesozoic time-scale and the long-term behaviour of the planets. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Mathematical, Physical and engineering sciences*, 357(1757): 1761–1786.
- OLLIVIER-PIERRE, M.F. 1980. Étude palynologique (spores et pollens) de gisements paléogènes du Massif Armoricaïn. Stratigraphie et paléogéographie. *Mémoire de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, 25: 1–239.
- OLLIVIER-PIERRE, M.F., GRUAS-CAVAGNETTO, C., ROCHE, E. & SCHULER, M. 1987. Elements de flore de type tropical et variations climatiques au Paleogene dans quelques bassins d'Europe Nord-Occidental. *Mémoire Travaux E.P.H.E., Institute de Montpellier*, 17: 173–205.
- OPLUŠTIL, S., EDRESS, N.A. & SÝKOROVÁ, I. 2013. Climatic vs. tectonic controls on peat accretion in non-marine setting; an example from the Žaclěř Formation (Yeadonian–Bolsovian) in the Intra-Sudetic Basin (Czech Republic). *International Journal of Coal Geology*, 116–117: 135–157.
- PACLTOVÁ, B. 1982. Some pollen of recent and fossil species of the genus *Platanus* L. *Acta Universitatis Carolinae - Geologica*, 4: 367–391.
- PAIS, J. 1981. *Contribuição para o conhecimento da vegetação Miocénica da parte ocidental da Bacia do Tejo*. Tesis, Unversidad Nova Lisboa, Lisboa, 328 p.
- PARDO-TRUJILLO, A. & ROCHE, E. 2009. *Paleocene-Eocene palynology and palynofacies from northeastern Colombia and western Venezuela*. Agencia Nacional de Hidrocarburos y Universidad de Caldas (Colombia), 321 p.

- PARKE, M., BOALCH, G.T., JOWETT, R. & HARBOUR, D.S. 1978. The genus *Pterosperma* (Prasinophyceae): species with a single equatorial ala. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 58(1): 239–276.
- PARSONS, M.G. & NORRIS, G. 1999. Paleogene fungi from the Caribou Hills, Mackenzie Delta, northern Canada. *Palaeontographica Abt. B*, 250(4–6): 77–167.
- PEARSON, P.N., FOSTER, G.L. & WADE, B.S. 2009. Atmospheric carbon dioxide through the Eocene-Oligocene climate transition. *Nature*, 461: 1110–1113.
- PEEL, M.C., FINLAYSON, B.L. & MCMAHON, T.A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions, European Geosciences Union*, 11(5): 1633–1644.
- PEYROT, D. 2011. *Caracterización de las asociaciones de quistes de dinoflagelados del intervalo Cenomaniense superior - Turoniense inferior en las cordilleras Ibérica y Cantábrica*. Tesis, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, 374 p.
- PEYROT, D., BARROSO-BARCENILLA, F. & CAMBRA-MOO, O. 2013. Paleocology of the late Campanian/early Maastrichtian Fossil-Lagerstätte of "Lo Hueco" (Cuenca, Spain): Palynological insights. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 387: 27–39.
- PEYROT, D., BARROSO-BARCENILLA, F., BARRÓN, E. & COMAS-RENGIFO, M.J. 2011. Palaeoenvironmental analysis of Cenomanian-Turonian dinocyst assemblages from the Castilian Platform (Northern-Central Spain). *Cretaceous Research*, 32: 504–526.
- PFLUG, H.D. 1953. Zur entstehung und entwicklung des angiospermiden pollens in der erdgeschichte. *Palaeontographica Abt. B*, 95: 60–171.
- PHIPPS, D. & PLAYFORD, G. 1984. Laboratory techniques for the extraction of palynomorphs from sediments. *Papers of the Geology Department, University of Queensland*, 11: 1–23.
- PIWOCKI, M. & ZIEMBIŃSKA-TWORZYDŁO, M. 1997. Neogene of the Polish Lowlands – lithostratigraphy and pollen-spore zones. *Geological Quarterly*, 41(1): 21–40.
- PLANDEROVÁ, E. 1990. *Miocene microflora of Slovak Central Paratethys and its biostratigraphical significance*. Dionýz Štúr Institute of Geology, Bratislava. 144 p.
- POCKNALL, D.T. 1982. Palynology of late Oligocene Pomahaka Estuarine Bed sediments, Waikoikoi, Southland, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 20(3): 263–287.
- POCKNALL, D.T. 1987. Palynomorph biozones for the Fort Union and Wasatch formations (Upper Paleocene – Lower Eocene), Powder River Basin, Wyoming and Montana, USA. *Palynology*, 11: 23–35.
- POPESCU, S.M., SUC, J.P. & LOUTRE, M.F. 2006a. Early Pliocene vegetation changes forced by eccentricity-precession. Example from Southwestern Romania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238: 340–348.
- POPESCU, S.M., KRIJGSMAN, W., SUC, J.P., CLAUZON, G., MARUNTEANU & M., N., T. 2006b. Pollen record and integrated high-resolution chronology of the early Pliocene Dacic Basin (southwestern Romania). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238: 78–90.
- POSTIGO-MIJARRA, J.M., BARRÓN, E., GÓMEZ MANZANEQUE, F. & MORLA, C. 2009. Floristic changes in the Iberian Peninsula and Balearic Islands (south-west Europe) during the Cenozoic. *Journal of Biogeography*, 36: 2025–2043.
- POSTIGO-MIJARRA, J.M., MORLA, C., BARRÓN, E., MORALES MOLINO, C. & GARCÍA, S. 2010. Patterns of extinction and persistence of Arctotertiary flora in Iberia during the Quaternary. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 162: 416–426.
- POTONIÉ, R. 1931. Zur Mikroskopie der braunkohlen Tertiäre Blütenstaubformen. I. *Braunkohle*, 30(16): 325–333.

- POTONIÉ, R. 1960. Synopsis der Gattungen der Sporaé dispersae. III. *Beihefte zum Geologischen Jahrbuch*, 39: 1–189.
- POUND, M.J., HAYWOOD, A.M., SALZMANN, U. & RIDING, J.B. 2012. Global vegetation dynamics and latitudinal temperature gradients during the Mid to Late Miocene (15.97–5.33 Ma). *Earth-Science Reviews*, 112: 1–22.
- PRENTICE, I.C. 1985. Pollen representation, source area, and basin size: toward a unified theory of pollen analysis. *Quaternary Research*, 23: 76–86.
- PROSS, J., BRUCH, A.A., MOSBRUGGER, V. & KVAČEK, Z. 2001. Paleogene pollen and spores as a tool for quantitative paleoclimate reconstructions: the Rupelian (Oligocene) of central Europe. En: D.K. Goodman & R.T. Clarke (eds.), *Proceedings of the IX International Palynological Congress, Houston, Texas, U.S.A., 1996*. American Association of Stratigraphic Palynologist Foundation, p. 299–310.
- PROSS, J., HOUBEN, J.P., VAN SIMAEYS, S., WILLIAMS, G.L., KOTTHOFF, U., COCCIONI, R., WILPSHAAR, M. & BRINKHUIS, H. 2010. Umbria-Marche revisited: A refined magnetostratigraphic calibration of dinoflagellate cyst events for the Oligocene of the Western Tethys. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 158: 213–235.
- PUNT, W., HOEN, P.P., BLACKMORE, S., NILSSON, S. & LE THOMAS, A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 143: 1–81.
- RAMÍREZ-ARRIAGA, E., PRÁMPARO, M.B., MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, E. & VALIENTE-BAUNET, A. 2006. Palynology of the Paleogene Cuayuca Formation (stratotype sections), southern Mexico: Chronostratigraphical and palaeoecological implications. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141: 259–275.
- RAMOS-GUERRERO, E. & ÁLVAREZ-RAMIS, C. 1989–1990. Paleoflora del Oligoceno de Mallorca. *Bolletí de la Societat d'Història Natural de les Balears*, 33: 141–158.
- RANJIT DANIELS, R.J. 1996. *The Nilgiri Biosphere Reserve: A review of conservation status with recommendations for a holistic approach to management India*. Working Paper n° 16, UNESCO, Paris. 38 p.
- RASMUSSEN, K.K. 2002. *Lycopodiella inundata* in British plant communities and reasons for its decline. *Watsonia*, 24: 45–55.
- REILLE, M. 1992. *Pollen et Spores d'Europe et d'Afrique du nord*. Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie, Marseille. 535 p.
- RIEGEL, W., LENZ, O.K. & WILDE, V. 2015. From open estuary to meandering river in a greenhouse world: an ecological case study from the Middle Eocene Helmstedt, Northern Germany. *Palaios*, 30(3): 304–326.
- RIVAS CARBALLO, M.R. 1985. *Palinología del Neógeno en la Cuenca del Duero. Torremormojón, Palencia y Peñafiel, Valladolid*. Tesis, Universidad de Salamanca, 111 p.
- ROCHE, E. 1965. Sporomorphes paléocènes des lignites du sondage de Loksbergen. *Bulletin de la Société Belge de Géologie, Paléontologie et Hydrologie*, 73: 423–444.
- ROCHE, E. 1967. Espèces nouvelles de spores et pollens du Landénien supérieur de Belgique (Sondage de Kallo). *Bulletin de la Société Belge de Géologie, Paléontologie et Hydrologie*, 76: 145–170.
- ROCHE, E. 1969. Étude palynologique de sédiments du Montien continental et du Landénien supérieur en Hainaut. *Bulletin de la Société Belge de Géologie, Paléontologie et Hydrologie*, 78(2): 131–146.
- ROCHE, E. 1973a. Étude des sporomorphes du Landénien de Belgique et quelques gisements du Sparnacien Français. *Mémoires pour servir à l'explication des Cartes géologiques et minières de la Belgique*, 13: 13–138.
- ROCHE, E. 1973b. Marqueurs stratigraphiques (pollen et spores) du Paléocène et de l'Éocène inférieur de Belgique. *Bulletin de l'Académie Royale de Belgique*, 59: 956–969.

- ROCHE, E. 1978. *Analyse sporopollinique de dépôts oligocènes à Waasmunster*. Service Géologique de Belgique. Professional Paper, 156, Bruselas, 27 p.
- ROCHE, E. 1982. *Étude palynologique (pollen et spores) de l'Eocène de Belgique*. Service Géologique de Belgique. Professional Paper, 193, Bruselas, 60 p.
- ROCHE, E. & SCHULER, M. 1976. *Analyse palynologique (pollen et spores) de divers gisements du Tongrien de Belgique. Interprétation paléoécologique et stratigraphique*. Service Géologique de Belgique. Professional Paper, 11, Bruselas, 58 p.
- ROCHE, E. & SCHULER, M. 1979. *Analyse palynologique de l'argile de Boom*. Service Géologique de Belgique. Professional Paper, 7, Bruselas, 18 p.
- ROCHE, E., DUPUIS, C., STAMBOULI-ESSASSI, S., RUSSO-ERMOLLI, E., DE PUTTER, T., NICAISE, D. & FAIRON-DEMARET, M. 2008. Phytostратigraphie et paléoenvironnements du Néogène de l'Entre-Sambre-et-Meuse et du Condroz (Belgique). Evolution paléoclimatique du subtropical humide au tempéré froid. *Geo-Eco-Trop*, 32: 101–130.
- RODRÍGUEZ, F. & BEHLING, H. 2017. Late Quaternary vegetation, climate and fire dynamics, and evidence of early to mid-Holocene *Polylepis* forests in the Jimbura region of the southernmost Ecuadorian Andes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 350–352: 247–257.
- RÖGL, F. 1999. Mediterranean and Paratethys. Facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (short overview). *Geologica Carpathica*, 50(4): 339–349.
- ROWLEY, J.R. 1995. Are the endoxines of pteridophytes, gymnosperms and angiosperms structurally equivalent? *Review of Palaeobotany and Palynology*, 85: 13–34.
- SÁEZ, A. & CABRERA, L. 1994. Sedimentación lacustre en la cuenca cenozoica de As Pontes (A Coruña). *Geogaceta*, 15: 59–62.
- SÁEZ, A. & CABRERA, L. 2002. Sedimentological and palaeohydrological responses to tectonics and climate in a small, closed, lacustrine system: Oligocene As Pontes Basin (Spain). *Sedimentology*, 49: 1073–1094.
- SÁEZ, A., INGLÈS, M., CABRERA, L. & DE LAS HERAS, A. 2003. Tectonic-palaeoenvironmental forcing of clay-mineral assemblages in nonmarine settings: the Oligocene-Miocene As Pontes Basin (Spain). *Sedimentary Geology*, 159: 305–324.
- SAH, S.C.D. 1967. Palynology of an Upper Neogene profile from Rusizi valley (Burundi). *Musée Royal l'Afrique Centrale. Tervuren, Belgique Annales Serie 8, Sciences Géologiques*, 57: 1–173.
- SALARD-CHEBOLDAEFF, M. 1990. Intertropical African palynostratigraphy from the Cretaceous to Late Quaternary times. *Journal of African Earth Sciences*, 11(1–2): 1–24.
- SANCAY, R.H. 2005. *Palynostratigraphic and palynofacies investigation of the Oligocene-Miocene units in the Kars-Erzurum-Muş sub-basins (Eastern Anatolia)*. Tesis, Middle East Technical University, Ankara, 364 p.
- SÁNCHEZ BOTERO, C.A., OBOH-IKUENOBE, E.O. & MACPHAIL, M. 2013. First fossil pollen record of the Northern Hemisphere species *Aglaoreidia cyclops* Erdtman, 1960 in Australia. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 37: 415–419.
- SANTANACH, P., FERRÚS, B., CABRERA, L. & SÁEZ, A. 2005. Origin of a restraining bend in an evolving strike-slip system: the Cenozoic As Pontes basin (NW Spain). *Geologica Acta*, 3(3): 225–239.
- SANZ DE SIRIA, A. 1992. Estudio de la macroflora oligocena de las cercanías de Cervera (Colección Martí Madern del Museo de Geología de Barcelona). *Treballs del Museu de Geologia, Barcelona*, 2: 269–379.

- SANZ DE SIRIA, A. 1994. La evolución de las paleofloras en las cuencas cenozoicas catalanas. *Acta Geologica Hispanica*, 29(2–4): 169–189.
- SANZ DE SIRIA, A. 1996. Estudio paleoecológico y paleoclimático de la macroflora oligocena de Cervera (Lleida, España). *Treballs del Museu de Geologia, Barcelona*, 5: 143–170.
- SCHOPF, J.M. 1975. Modes of fossil preservation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 20(1–2): 27–53.
- SCHRANK, E. 2003. Small acritarchs from the Upper Cretaceous: taxonomy, biological affinities and palaeoecology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 123: 199–235.
- SCHRANK, E. 2010. Pollen and spores from the Tendaguru Beds, Upper Jurassic and Lower Cretaceous of southeast Tanzania: palynostratigraphical and paleoecological implications. *Palynology*, 34(1): 3–42.
- SCHULER, M. 1990. Palynologie et biostratigraphie de l'Eocène et de l'Oligocène inférieur dans le fossés rhénan, rhodanien et de Hesse. *Document du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, 190: 1–503.
- SCHULER, M., FARJANEL, G., GEISSERT, F., ROSSI, P., FERRANDINI, M. & FERRANDINI, J. 2002. Palynologie, biostratigraphie et paléoenvironnements de la formation conglomératique oligocène supérieur du Vazzio (Corse). *Géologie de la France*, 4: 3–15.
- SCHULZ, H.-M., BECHTEL, A. & SACHSENHOFER, R.F. 2005. The birth of the Paratethys during the Early Oligocene: from Tethys to an ancient Black Sea analogue? *Global and Planetary Change*, 49: 163–176.
- SIEGMAR-WALTER, B. 2002. *Walter's Vegetation of the Earth. The ecological systems of the Geo-Biosphere*. 4<sup>th</sup> Edition. Springer, 527 p.
- SITTLER, C. 1967. Mise en évidence d'un réchauffement climatique à la limite de l'Oligocène et du Miocène. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2: 163–172.
- SITTLER, C. 1984. Essai de zonation palynologique des dépôts paléogènes des bassins tributaires de la vallée du Rhône et du Midi méditerranéen. *Géologie de la France*, 1–2: 85–90.
- SITTLER, C. & SCHULER, M. 1975. Extension stratigraphique, répartition géographique et écologie de deux genres polliniques paléogènes observés en Europe occidentale: *Aglaoreidia* et *Boehlensipollis*. *Bulletin de la Société botanique de France*, 122: 231–245.
- ŚLIWIŃSKA, K.K., HEILMAN-CLAUSEN, C. & THOMSEN, E. 2013. Correlation between the type Chattian in NW Europe and the Rupelian–Chattian candidate GSSP in Italy. En: R. Rocha, *et al.* (eds.), *STRATI*. Springer Geology, Switzerland, p. 283–286.
- SŁODKOWSKA, B. 2009. Palynology of the Palaeogene and Neogene from the Warmia and Mazury areas (NE Poland). *Geologos*, 15(3–4): 219–234.
- SOLÉ DE PORTA, N. & DE PORTA, J. 1979. Contribución a la palinología del Oligoceno en la región de Calaf (Barcelona). *Acta Geologica Hispanica*, 14: 351–353.
- SOLÉ DE PORTA, N., JARAMILLO, C.A. & MARTÍN-ALGARRA, A. 2007. Pantropical palynomorphs in the Eocene of the Malaguides (Betic Range, Southern Spain). *Revista española de Micropaleontología*, 39(3): 189–204.
- SPICER, R.A. 1991. Plant taphonomic processes. En: P.A. Allison & B.G. Briggs (eds.), *Taphonomy releasing: the data locked in the fossil record*. Plenum Press, New York, London, p. 71–113.
- SRIVASTAVA, S.K. 1972. Some spores and pollen from the Paleocene Oak Hill Member of the Naheola Formation, Alabama (USA). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 14: 217–285.

- SRIVASTAVA, S.K. 1984. Genus *Sigmopollis* from the Maastrichtian Scollard Formation, Alberta (Canada), and its algal affinity. *Pollen et Spores*, 26(3–4): 519–530.
- STOVER, L.E., BRINKHUIS, H., DAMASSA, S.P., DE VERTEUIL, L., HELBY, R.J., MONTEIL, E., PARTRIDGE, A.D., POWELL, A.J., RIDING, J.B., SMELROR, M. & WILLIAMS, G.L. 1996. Mesozoic-Tertiary dinoflagellates, acritarchs and prasinophytes. En: J. Jansonius & D.C. McGregor (eds.), *Palynology, principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists, Dallas, p. 641–750.
- STRASBURGER, E., NOLL, F., SCHENCK, H. & SCHIMPER, A.F.W. 2004. *Tratado de Botánica*. 35ª edición. Omega, Barcelona. 1134 p.
- STROTHER, P.K. 1996. Acritarchs. En: J. Jansonius & D.C. McGregor (eds.), *Palynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, p. 81–106.
- STUCHLIK, L. 1964. Pollen analysis of the Miocene deposits at Rypin (N.W. of Warsaw). *Acta Palaeobotanica*, 5(2): 3–111.
- STUCHLIK, L., ZIEMBIŃSKA-TWORZYDŁO, M. & KOHLMAN-ADAMSKA, A. 2007. Botanical affinity of some Neogene sporomorphs and nomenclatural problems. *Acta Palaeobotanica*, 47(1): 291–311.
- STUCHLIK, L., ZIEMBIŃSKA-TWORZYDŁO, M., KOHLMAN-ADAMSKA, A., GRABOWSKA, I., WAŻYŃSKA, H. & SADOWSKA, A. 2001. *Atlas of pollen and spores of the Polish Neogene*. vol. 1 – Spores. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków. 158 p.
- STUCHLIK, L., ZIEMBIŃSKA-TWORZYDŁO, M., KOHLMAN-ADAMSKA, A., GRABOWSKA, I., WAŻYŃSKA, H. & SADOWSKA, A. 2002. *Atlas of pollen and spores of the Polish Neogene*. vol. 2 – Gymnosperms. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków. 237 p.
- STUCHLIK, L., ZIEMBIŃSKA-TWORZYDŁO, M., KOHLMAN-ADAMSKA, A., GRABOWSKA, I., SŁODKOWSKA, B. & SADOWSKA, A. 2009. *Atlas of pollen and spores of the Polish Neogene*. vol. 3 – Angiosperms (1). W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków. 233 p.
- STUCHLIK, L., ZIEMBIŃSKA-TWORZYDŁO, M., KOHLMAN-ADAMSKA, A., GRABOWSKA, I., SŁODKOWSKA, B., WOROBIEC, E. & DURSKA, E. 2014. *Atlas of pollen and spores of the Polish Neogene*. vol. 4 – Angiosperms (2). Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków. 466 p.
- SUC, J.-P. 1980. *Contribution à la connaissance du Pliocene et du Pleistocene Inférieur des régions méditerranéennes d'Europe occidentale par l'analyse palynologique des dépôts du Languedoc-Roussillon (sud de la France) et de la Catalogne (nord-est de l'Espagne)*. Tesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 262 p.
- SUC, J.-P. 1984. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature*, 307: 429–432.
- SUC, J.-P. & BESSEDIK, M. 1981. A methodology for Neogene palynostratigraphy. *International Symposium on Concept and Method in Paleontology, Barcelona*: 205–208.
- SUC, J.-P. & CRAVATTE, J. 1982. Étude palynologique du Pliocène de Catalogne (Nord-Est de l'Espagne). *Paléobiologie continentale*, 13(1): 1–31.
- SUC, J.-P., CLAUZON, G., BESSEDIK, M., LEROY, S., ZHENG, Z., DRIVALIARI, A., ROIRON, P., AMBERT, P., MARTINELL, J., DOMENECH, R., MATIAS, I., JULIA, R. & ANGLADA, R. 1992. Neogene and Lower Pleistocene in southern France and northeastern Spain. Mediterranean environments and climate. *Cahiers de Micropaléontologie*, 7(1–2): 165–186.



- SYABRYAJ, S., UTESCHER, T., MOLCHANOFF, S. & BRUCH, A.A. 2007. Vegetation and palaeoclimate in the Miocene of Ukraine. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 253: 153–168.
- ȚABĂRĂ, D. & CHIRILĂ, G. 2012. Palaeoclimatic estimation from Miocene of Romania, based on palynological data. *Carpathian Journal of Earth and Environmental Sciences*, 7(2): 195–208.
- TAKHTAJAN, A. 1969. *Flowering plants - origin and dispersal*. Smithsonian Institution Press, Washington. 310 p.
- TAKHTAJAN, A. 1986. *Floristic regions of the World*. University of California Press, Berkeley. 522 p.
- TANAKA, N., UEHARA, K. & MURATA, J. 2004. Correlation between pollen morphology and pollination mechanisms in the Hydrocharitaceae. *Journal of Plant Research*, 117: 265–276.
- TAUBER, H. 1965. Differential pollen dispersion and the interpretation of pollen diagrams. *Danmarks Geologiske Undersøgelse*, 69: 1–69.
- TAUBER, H. 1977. Investigation of aerial pollen transport in a forested area. *Dansk Botanisk Arkiv*, 32(1): 1–121.
- TELFORD, R.J., HEEGAARD, E. & BIRKS, H.J.B. 2004. All age–depth models are wrong: but how badly? *Quaternary Science Reviews*, 23: 1–5.
- TER BRAAK, C.J.F. & PRENTICE, I.C. 2004. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research*, 34: 235–282.
- THIELE-PFEIFFER, H. 1980. Die miozäne Mikroflora aus dem Braunkohlentagebau Oder bei Wackersdorf/Oberpfalz. *Palaeontographica Abt. B*, 174(4–6): 95–224.
- THIERGART, F. 1940. Die Mikropaläontologie als Pollen-analyse im Dienst der Braunkohlenforschung. *Schriften Brennstoff Geologie*, 13: 1–82.
- THOMPSON, R.S., ANDERSON, K.H. & BARTLEIN, P.J. 2012a. Quantitative estimation of bioclimatic parameters from presence/absence vegetation data in North America by the modern analog technique. *Quaternary Science Reviews*, 27: 1234–1254.
- THOMPSON, R.S., ANDERSON, K.H., PELLETIER, R.T., STRICKLAND, L.E., BARTLEIN, P.J. & SHAFER, S.L. 2012b. Quantitative estimation of climatic parameters from vegetation data in North America by the mutual climatic range technique. *Quaternary Science Reviews*, 51: 18–39.
- THOMSON, P.W. & PFLUG, H. 1953. Pollen und Sporen des mitteleuropäischen Tertiärs. *Palaeontographica Abt. B*, 94(1–4): 1–158.
- THORNHILL, A.H. & MACPHAIL, M. 2012. Fossil myrtaceous pollen as evidence for the evolutionary history of Myrtaceae: A review of fossil Myrtaceidites species. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 176–177: 1–23.
- TIFFNEY, B.H. 2008. Phylogeography, fossils, and Northern Hemisphere biogeography: the role of physiological uniformitarianism. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 95(1): 135–143.
- TIWARI, R.S., VIJAYA, V.D. & MISRA, B.K. 1994. Taphonomy of palynofossils in Gondwana Sequence of India. *The Palaeobotanist*, 42(2): 108–119.
- TOMB, A.S. 1982. A new method for isolating pollen for scanning electron microscopy. *Micropaleontology*, 28(2): 215–217.
- TRAVERSE, A. 1994. Palynofloral geochronology of the Brandon Lignite of Vermont, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 82: 265–297.
- TRAVERSE, A. 2007. *Paleopalynology*. 2<sup>nd</sup> Edition. Springer, Dordrecht. 813 p.
- TSCHUDY, R.H. 1973. *Stratigraphic distribution of significant Eocene palynomorphs of the Mississippi Embayment*. U.S. Geological Survey Professional Paper 743-B, Washington, 24 p.

- UHL, D. & HERRMANN, M. 2010. Palaeoclimate estimates for the Late Oligocene taphoflora of Enspel (Westerwald, West Germany) based on palaeobotanical proxies. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 90(1): 39–47.
- UHL, D., BRUCH, A.A., TRAIER, C. & KLOTZ, S. 2006. Palaeoclimate estimates for the Middle Miocene Schrotzburg flora (S Germany): a multi-method approach. *International Journal of Earth Science*, 95: 1071–1085.
- UHL, D., MOSBRUGGER, V., BRUCH, A., UTESCHER, T. 2003. Reconstructing palaeotemperatures using leaf floras - case studies for a comparison of leaf margin analysis and the coexistence approach. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 126: 49–64.
- UTESCHER, T., MOSBRUGGER, V. & ASHRAF, A.R. 2000. Terrestrial climate evolution in northwest Germany over the last 25 million years. *Palaios*, 15: 430–449.
- UTESCHER, T., BÖHME, M. & MOSBRUGGER, V. 2011. The Neogene of Eurasia: Spatial gradients and temporal trends – The second synthesis of NECLIME. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 304(3–4): 196–201.
- UTESCHER, T., DJORDJEVIC-MILUTINOVIC, D., BRUCH, A. & MOSBRUGGER, V. 2007. Palaeoclimate and vegetation change in Serbia during the last 30 Ma. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 253: 141–152.
- UTESCHER, T., MOSBRUGGER, V., IVANOV, D. & DILCHER, D.L. 2009a. Present-day climatic equivalents of European Cenozoic climates. *Earth and Planetary Science Letters*, 284: 544–552.
- UTESCHER, T., ASHRAF, A.R., DREIST, A., DYBKJÆR, K., MOSBRUGGER, V., PROSS, J. & WILDE, V. 2012. Variability of Neogene continental climates in northwest Europe – A detailed study based on microfloras. *Turkish Journal of Earth Sciences*, 21: 289–314.
- UTESCHER, T., IVANOV, D., HARZHAUSER, M., BOZUKOV, V., ASHRAF, A.R., ROLF, C., URBAT, M. & MOSBRUGGER, V. 2009b. Cyclic climate and vegetation change in the late Miocene of Western Bulgaria. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 272: 99–114.
- UTESCHER, T., BRUCH, A.A., ERDEI, B., FRANÇOIS, L., IVANOV, D., JACQUES, F.M.B., KERN, A.K., LIU, Y.-S.C., MOSBRUGGER, V. & SPICER, R.A. 2014. The Coexistence Approach – Theoretical background and practical considerations of using plant fossils for climate quantification. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 410: 58–73.
- VALERO, L., CABRERA, L., SÁEZ, A. & GARCÉS, M. 2016. Long-period astronomically-forced terrestrial carbon sinks. *Earth and Planetary Science Letters*, 444: 131–138.
- VALERO, L., GARCÉS, M., CABRERA, L., COSTA, E. & SÁEZ, A. 2014. 20 Myr of eccentricity paced lacustrine cycles in the Cenozoic Ebro Basin. *Earth and Planetary Science Letters*, 408: 183–193.
- VALLE HERNÁNDEZ, F. 1983. *Estudio palinológico del Plioceno del NE de España*. Tesis, Universidad de Salamanca, 204 p.
- VAN DAM, H., VAN GEEL, B., VAN DER WIJK, A., GEELLEN, J.F.M., HEIJDEN, R. & VAN DER EN DICKMAN, M.D. 1988. Palaeolimnological and documented evidence for alkalization and acidification of two moorland pools (The Netherlands). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 55: 273–316.
- VAN DER HAMMEN, T. & WYMSTRA, T.A. 1964. A palynological study of the Tertiary and Upper Cretaceous of British Guiana. *Leidse Geologische Mededelingen*, 30: 183–241.
- VAN DER KNAAP, W.O. 2009. Estimating pollen diversity from pollen accumulation rates: a method to assess taxonomic richness in the landscape. *Holocene*, 19: 159–163.

- VAN GEEL, B. 1976. Fossil spores of Zygnemataceae in ditches of a prehistoric settlement in Hoogkarspel (The Netherlands). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 22: 337–344.
- VAN GEEL, B. 1978. A paleoecological study of Holocene peat bog sections in Germany and The Netherlands, based on the analysis of pollen, spores and macro and microscopic remains of fungi, algae, cormophytes and animals. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 25(1): 1–120.
- VAN GEEL, B. & VAN DER HAMMEN, T. 1978. Zygnemataceae in Quaternary Colombian sediments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 25: 377–392.
- VAN GEEL, B. & GRENFELL, H.R. 1996. Green and blue-green algae. Spores of Zygnemataceae. En: J. Jansonius & D.C. McGregor (eds.), *Palynology: Principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, p. 173–179.
- VAN GEEL, B. & APTROOT, A. 2006. Fossil ascomycetes in Quaternary deposits. *Nova Hedwigia*, 82: 313–329.
- VAN GEEL, B., HALLEWAS, D.P. & PALS, J.P. 1983. A late Holocene deposit under the Westfriese Zeedijk near Enkhuizen (Prov. of Noord-Holland, The Netherlands): Palaeoecological and archaeological aspects. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 38: 269–335.
- VAN GEEL, B., COOPE, G.R. & VAN DER HAMMEN, T. 1989. Palaeoecology and stratigraphy of the Late-glacial type section at Usselo (The Netherlands). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 60: 25–129.
- VAN GEEL, B., BUURMAN, J., BRINKKEMPER, O., SCHELVIS, J., APTROOT, A., VAN REENEN, G. & HAKBIJL, T. 2003. Environmental reconstruction of a Roman Period settlement site in Uitgeest (The Netherlands), with special reference to coprophilous fungi. *Journal of Archaeological Science*, 30: 873–883.
- VAN SIMAEYS, S. 2004. The Rupelian-Chattian boundary in the North Sea Basin and its calibration to the international time-scale. *Netherlands Journal of Geosciences*, 83(3): 241–248.
- VAN VUGT, N., LANGEREIS, C.G. & HILGEN, F.J. 2001. Orbital forcing in Pliocene–Pleistocene Mediterranean lacustrine deposits: dominant expression of eccentricity versus precession. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 172: 193–205.
- VERSTEEGH, G.J.M. & ZONNEVELD, K.A.F. 2002. Use of selective degradation to separate preservation from productivity. *Geology*, 30(7): 615–618.
- VIEIRA, M. 2009. *Palinologia do Pliocénico da Orla Ocidental Norte e Centro de Portugal: Contributo para a compreensão da cronostratigrafia e da evolução paleoambiental*. Tesis, Universidad de Minho, Braga, 389 p.
- VINCENS, A., BREMOND, L., BREWER, S., BUCHET, G. & DUSSOUILLEZ, P. 2006. Modern pollen-based biome reconstructions in East Africa expanded to southern Tanzania. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 140: 187–212.
- VON POST, L. 1916. Om skogsträdpollen i sydsvenska torfmossclagerfölyder. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, 38: 384–390.
- WALTER, H. 1973. *Vegetation of the Earth in relation to climate and the ecophysiological conditions*. Springer-Verlag, New York. 237 p.
- WANG, W.M. 2006. Correlation of pollen sequences in the Neogene palynofloristic regions of China. *Palaeoworld*, 15: 77–99.
- WELLMAN, C.H. & GRAY, J. 2000. The microfossil record of early land plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 355: 717–732.

- WENG, C., BUSH, M.B. & GÓMEZ, A. 2006. *Graphic Neotropical Pollen Key*. Florida, USA.
- WETZEL, R.G. 1981. *Limnología*. Omega, Barcelona. 696 p.
- WIJMSTRA, T.A. 1968. The identity of Psilatricolporites and Pelliciera. *Acta Botanica Neerlandica*, 17(2): 114–116.
- WILKINSON, G.C., BAZLEY, R.A.B. & BOULTER, M.C. 1980. The geology and palynology of the Oligocene Lough Neagh Clays, Northern Ireland. *Journal of the Geological Society of London*, 137: 65–75.
- WILLARD, D.A. 2001. Pollen assemblages as paleoenvironmental proxies in the Florida Everglades. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 113: 213–235.
- WILLARD, D.A., BERNHARDT, C.E., HOLMES, C.W., LANDACRE, B. & MAROT, M. 2006. Response of everglades tree islands to environmental change. *Ecological Monographs*, 74(4): 565–583.
- WILLIAMS, G.L. & BUJAK, J.P. 1985. Mesozoic and Cenozoic dinoflagellates. En: H.M. Bolli, J.B. Saunders & K. Perch-Nielsen (eds.), *Plankton Stratigraphy*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 847–964.
- WILLIAMS, G.L., BRINKHUIS, H., PEARCE, M.A., FENSOME, R.A. & WEEGINK, J.W. 2004. Southern Ocean and global dinoflagellate cyst events compared: index events for the Late Cretaceous–Neogene. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, 189: 1–98.
- WILLUMSEN, P.S. 2004. Palynology of the Lower Eocene deposits of northwest Jutland, Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 52: 141–157.
- WILLUMSEN, P.S., DALE, B., JOLLEY, D.W. & LAURSEN, G.V. 2014. Palynostratigraphy and palaeoenvironmental shifts in Oligocene and Miocene strata from offshore Angola, west-central Africa. *Palynology*, 38(2): 259–279.
- WINGATE, F.H. & NICHOLS, D.J. 2001. Palynology of the uppermost Eocene lacustrine deposits at Florissant fossil beds National Monument, Colorado. *Denver Museum of Nature & Science*, 4(1): 71–135.
- WOLFE, J.A. 1981. Vicariance biogeography of angiosperms in relation to palaeobotanical data. En: G. Nelson & D.E. Pasen (eds.), *Vicariance Biogeography. A critique*. Columbia University Press, New York, p. 413–445.
- WOLFE, J.A. 1992. Climatic, floristic, and vegetational changes near the Eocene/Oligocene boundary in North America. En: D.R. Prothero & W.A. Berggren (eds.), *Eocene–Oligocene climatic and biotic evolution*. Princeton University Press, Princeton, p. 421–436.
- WOROBIEC, E. 2009. Middle Miocene palynoflora of the Legnica lignite deposit complex, Lower Silesia, Poland. *Acta Palaeobotanica*, 49(1): 5–133.
- WOROBIEC, E. 2010. Late Miocene freshwater phytoplankton from Józefina (Poland). *Micropaleontology*, 56(6): 517–537.
- WOROBIEC, E. 2014a. Fossil zygospores of Zygnemataceae and other microremains of freshwater algae from two Miocene palaeosinkholes in the Opole region, SW Poland. *Acta Palaeobotanica*, 54(1): 113–157.
- WOROBIEC, E. 2014b. The palynology of late Miocene sinkhole deposits from Upper Silesia, Poland. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 211: 66–77.
- WOROBIEC, E. & WOROBIEC, G. 2005. Leaves and pollen of bamboos from the Polish Neogene. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 133: 39–50.
- WOROBIEC, E. & SZULC, J. 2010. A Middle Miocene palynoflora from sinkhole deposits from Upper Silesia, Poland and its palaeoenvironmental context. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 163: 1–10.

- WOROBIEC, E. & GEDL, P. 2010. Spore-pollen and phytoplankton analysis of the Upper Miocene deposits from Józefina (Kraków–Silesia Upland, Poland). *Geological Quarterly*, 54(1): 41–54.
- WOROBIEC, E., WOROBIEC, G. & GEDL, P. 2009. Occurrence of fossil pollen and fungal conidium of *Tetraploa* cf. *aristata* in Upper Miocene deposits of Józefina (Poland). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 157: 211–217.
- WOROBIEC, E., LIU, Y.-S.C. & ZAVADA, M.S. 2013. Palaeoenvironment of Late Neogene lacustrine sediments at the Gray fossil site, Tennessee, USA. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 83: 51–63.
- WOROBIEC, G., WOROBIEC, E. & SZYNKIEWICZ, A. 2012. Plant assemblage from the Upper Miocene deposits of the Belchatów lignite mine (Central Poland). *Acta Palaeobotanica*, 52(2): 369–413.
- YAO, Y.-F., BRUCH, A.A., MOSBRUGGER, V. & LI, C.-S. 2011. Quantitative reconstruction of Miocene climate patterns and evolution in Southern China based on plant fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 304(3–4): 291–307.
- YAVUZ-IŞIK, N. & DEMIRCI, C. 2009. Miocene spores and pollen from Pelitçik Basin, Turkey—environmental and climatic implications. *Comptes Rendu Palevol*, 8: 437–446.
- ZACHOS, J.C., PAGANI, M., SLOAN, L., THOMAS, E. & BILLUPS, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292: 686–693.
- ZANAZZI, A., KOHN, M.J., MACFADDEN, B.J. & TERRY JR, D.O. 2007. Large temperature drop across the Eocene-Oligocene transition in central North America. *Nature*, 445(8): 639–642.
- ZETTER, R., HESSE, M. & FROSCH-RADIVO, A. 2001. Early Eocene zona-aperturate pollen grains of the *Proxapertites* type with affinity to Araceae. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 117: 267–279.
- ZETTER, R., FARABEE, M.J., PIGG, K.B., MANCHESTER, S.R., DEVORE, M.L. & NOWAK, M.D. 2011. Palynoflora of the late Paleocene silicified shale at Almont, North Dakota, USA. *Palynology*, 35(2): 179–211.
- ZIEMBIŃSKA-TWORZYDŁO, M. 1974. Palynological characteristics of the Neogene of western Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 19(3): 309–432.
- ZIEMBIŃSKA-TWORZYDŁO, M. & WAŻYŃSKA, H. 1981. A palynological subdivision of the Neogene in Western Poland. *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences de la Terre*, 29(1): 29–43.
- ZIEMBIŃSKA-TWORZYDŁO, M., GRABOWSKA, I., KOHLMAN-ADAMSKA, A., SKAWIŃSKA, K., SŁODKOWSKA, B., STUCHLIK, L., SADOWSKA, A. & WAŻYŃSKA, H. 1994. Taxonomical revision of selected pollen and spores taxa from Neogene deposits. En: L. Stuchlik (eds.), *Neogene pollen flora of Central Europe, I*. Acta Palaeobotanica, Supplementum, p. 5–30.
- ZIPPI, P. 1998. Freshwater algae from the Mattagami Formation (Albian), Ontario: paleoecology, botanical affinities, and systematic taxonomy. *Micropaleontology*, 44, supplement 1: 1–78.



## LÁMINA 1

- 1-5 *Incertae Sedis* (Microfósil sp. 1)  
Figs. 1-2: muestra  $\epsilon\phi$ -2; fig. 3: muestra  $\epsilon$ -1 (SEM); figs. 4-5: muestra  $\epsilon\phi$ -4.
- 6-7 Acritarco gen. et sp. indet.  
Fig. 6: muestra  $\beta$ -6; fig. 7: muestra  $\beta$ -8.
- 8-9 *Entophlyctis* sp. 1  
Fig. 8: muestra  $\beta$ -2; fig. 9: muestra C-4.
- 10, 15 Estructura fúngica tipo 2  
Fig. 10: muestra  $\beta$ -5; fig. 15: muestra  $\beta$ -11.
- 11-12 Estructura fúngica tipo 1  
Fig. 11: muestra  $\beta$ -2; fig. 12: muestra A $\alpha$ -2.
- 13-14 Estructura fúngica tipo 3  
Fig. 13: muestra  $\beta$ -2; fig. 14: muestra B-A.
- 16-18 Estructura fúngica tipo 4  
Muestra  $\delta$ - $\epsilon$ .
- 19-20 Estructura fúngica tipo 5  
Fig. 19: muestra A-4; fig. 20: muestra  $\beta$ -2.
- 21-22 Estructura fúngica tipo 6  
Fig. 21: muestra  $\beta$ -2; fig. 22: muestra  $\delta$ -7.
- 23, 25-27 *Sigmopollis pseudosetarius* (Weyland & Pflug 1957) Krutzsch & Pacltová 1990  
Figs. 22, 26: muestra  $\beta$ -8; figs. 24-25: muestra  $\epsilon\phi$ -2.
- 24 *Incertae Sedis* (Estructura indeterminada)  
Muestra A $\alpha$ -1.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías excepto aquellas que tienen escala propia. En estos casos la escala representa igualmente 20  $\mu$ m.



# LÁMINA 1



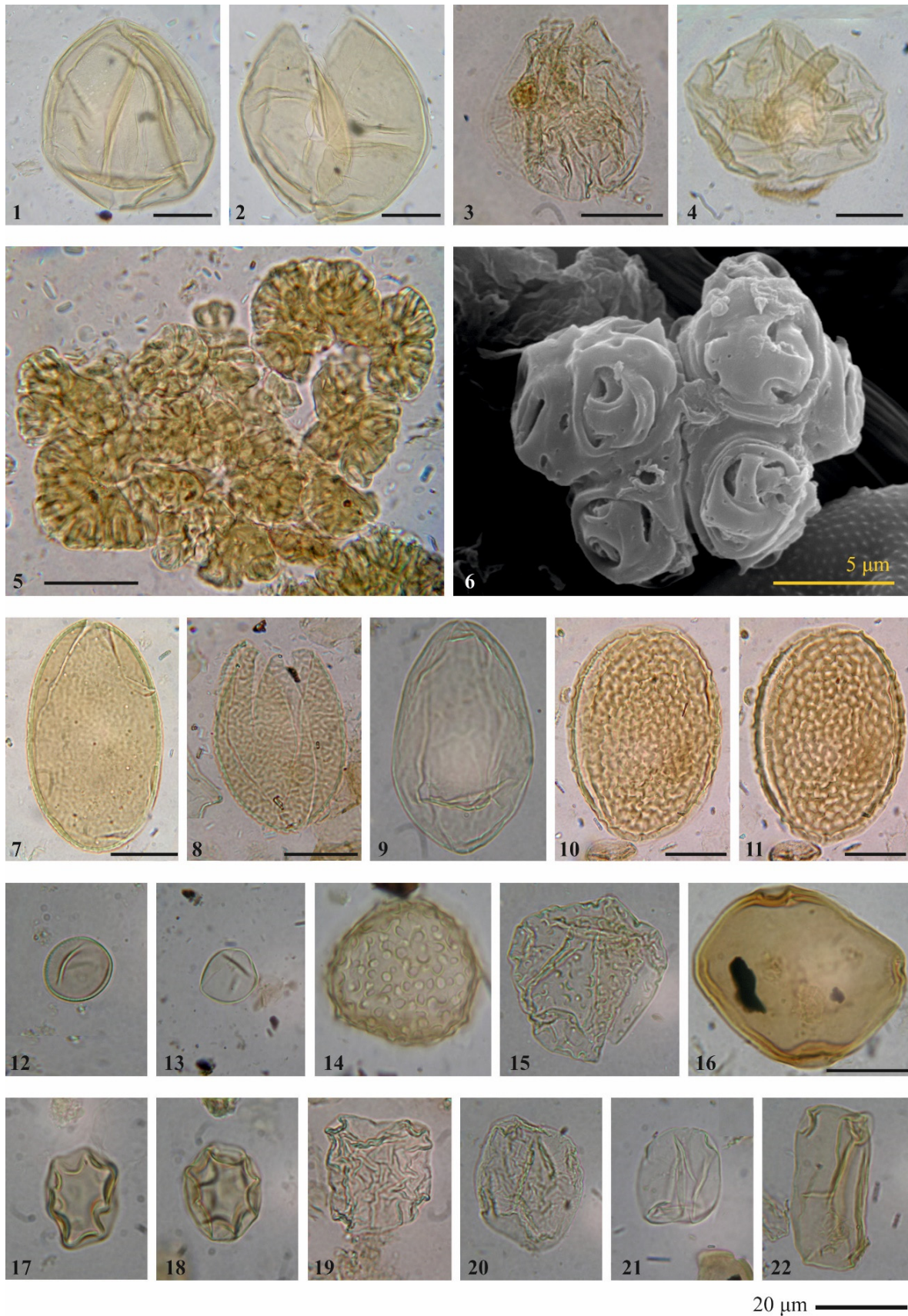


## LÁMINA 2

- 1-2    *Leiosfera* sp. 1  
Muestra  $\beta$ -6.
- 3-4    *Leiosfera* sp. 2  
Fig. 3: muestra A $\alpha$ -2; fig. 4: muestra L-4.
- 5-6    ***Botryococcus braunii*** Kützing 1849  
Fig. 5: muestra A $\alpha$ -1; fig. 6: muestra H-7.
- 7        ***Ovoidites elongatus*** (Hunger 1952) Krutzsch 1959  
Muestra C-1.
- 8        ***Ovoidites ligneolus*** (Potonié 1931) Thomson & Pflug 1953  
Muestra A $\alpha$ -1.
- 9        ***Ovoidites minoris*** Krutzsch & Pacltová 1990  
Muestra  $\epsilon\phi$ -3.
- 10-11   ***Ovoidites vangeelii*** Worobiec 2014  
Muestra L-4.
- 12-13   *Leiosfera* sp. 3  
Fig. 12: muestra L-4; fig. 13: muestra  $\phi$ -3.
- 14-15   ***Stigmozygodites*** sp.  
Fig. 14: muestra  $\beta$ -8; fig. 15: muestra  $\epsilon\phi$ -2.
- 16        ***Tetraporina*** sp.  
Fig. 17: muestra I-4.
- 17-18   ***Gelasinicysta vangeelii*** Head 1992  
Muestra H-G.
- 19-22   ***Tetraporina*** spp.  
Fig. 18: muestra I-1; fig. 19: muestra  $\alpha$ -2; fig. 20: muestra  $\phi$ -3; fig. 21: muestra  $\beta$ -9.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías excepto aquellas que tienen escala propia. En estos casos la escala representa igualmente 20  $\mu$ m.

# LÁMINA 2



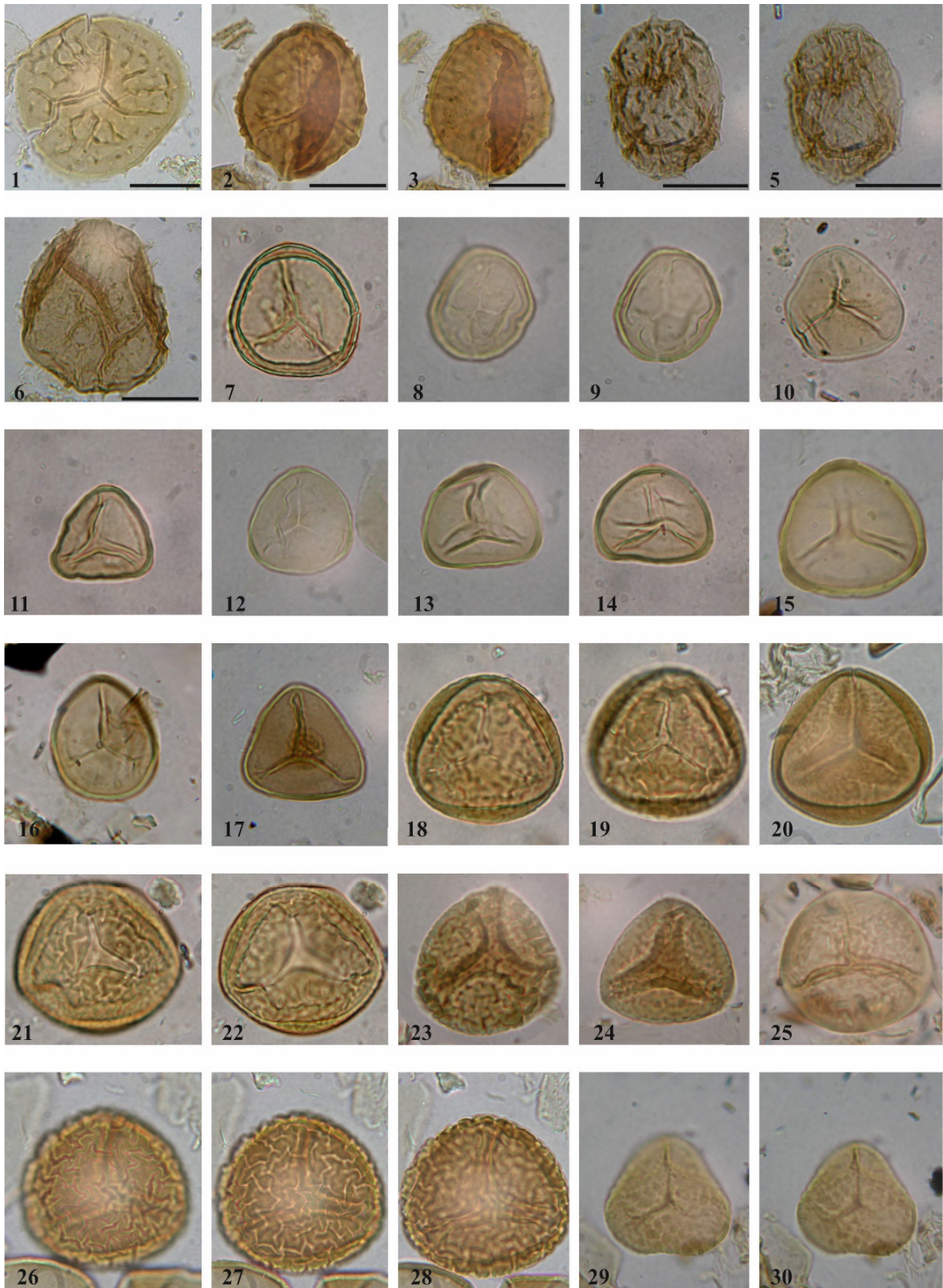
### LÁMINA 3

- 1 *Anthocerisporis bohemicus* Krutzsch & Pacltová 1963. Muestra  $\beta$ -10.
- 2-3 *Rudolphisporis rudolphi* (Krutzsch 1959) Krutzsch & Pacltová en Krutzsch 1963 Muestra C-B.
- 4-6 *Saxosporis* sp. 1. Muestra L-4.
- 7 *Stereisporites cf. megastereis* Krutzsch 1963. Muestra F-4.
- 8-9 *Stereisporites cyclus* Krutzsch 1963. Muestra J-5.
- 10 *Stereisporites gracilioides* (Krutzsch & Sontag en Krutzsch 1963) Grabowska en Stuchlik *et al.* 2001. Muestra  $\delta$ -2.
- 11 *Stereisporites leipischensis* (Krutzsch 1963) Grabowska 2001. Muestra J-2.
- 12 *Stereisporites minor* (Raatz 1937) Krutzsch 1959. Muestra J-6.
- 13-14 *Stereisporites stereoides* (Potonié & Venitz 1934) Thomson & Pflug 1953 Fig. 13: muestra J-6; fig. 14: muestra J-2.
- 15 *Stereisporites welzowensis* Krutzsch & Sontag en Krutzsch 1963. Muestra A-3.
- 16 *Distancoraesporis ancoris* (Krutzsch & Sontag en Krutzsch 1963) Srivastava 1972. Muestra A-7.
- 17 *Distverrusporis* sp. 1. Muestra L-4.
- 18-19 *Camarozonosporites heskemensis* (Pflanzl en Mürriger & Pflanzl 1955) Krutzsch 1959. Muestra D-1.
- 20 *Camarozonosporites semilevis* Krutzsch 1963. Muestra  $\alpha$ -5.
- 21-22 *Camarozonosporites lusatensis* Krutzsch 1963. Muestra D-1.
- 23-24 *Camarozonosporites cf. minoris* Krutzsch 1963. Muestra  $\beta$ -2.
- 25 *Inundatisporis cf. granulus* (Krutzsch 1963) Ważyńska 2001. Muestra F-3.
- 26-28 *Hamulatisporis rarus* (Doktorowicz-Hrebnicka 1960 ex Krutzsch 1963) Ważyńska en Stuchlik *et al.* 2001. Muestra  $\alpha$ -5.
- 29-30 *Favoisporis trifavus* Krutzsch 1959. Muestra  $\phi$ -3.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías excepto aquellas que tienen escala propia. En estos casos la escala representa igualmente 20  $\mu\text{m}$ .



# LÁMINA 3



20 μm

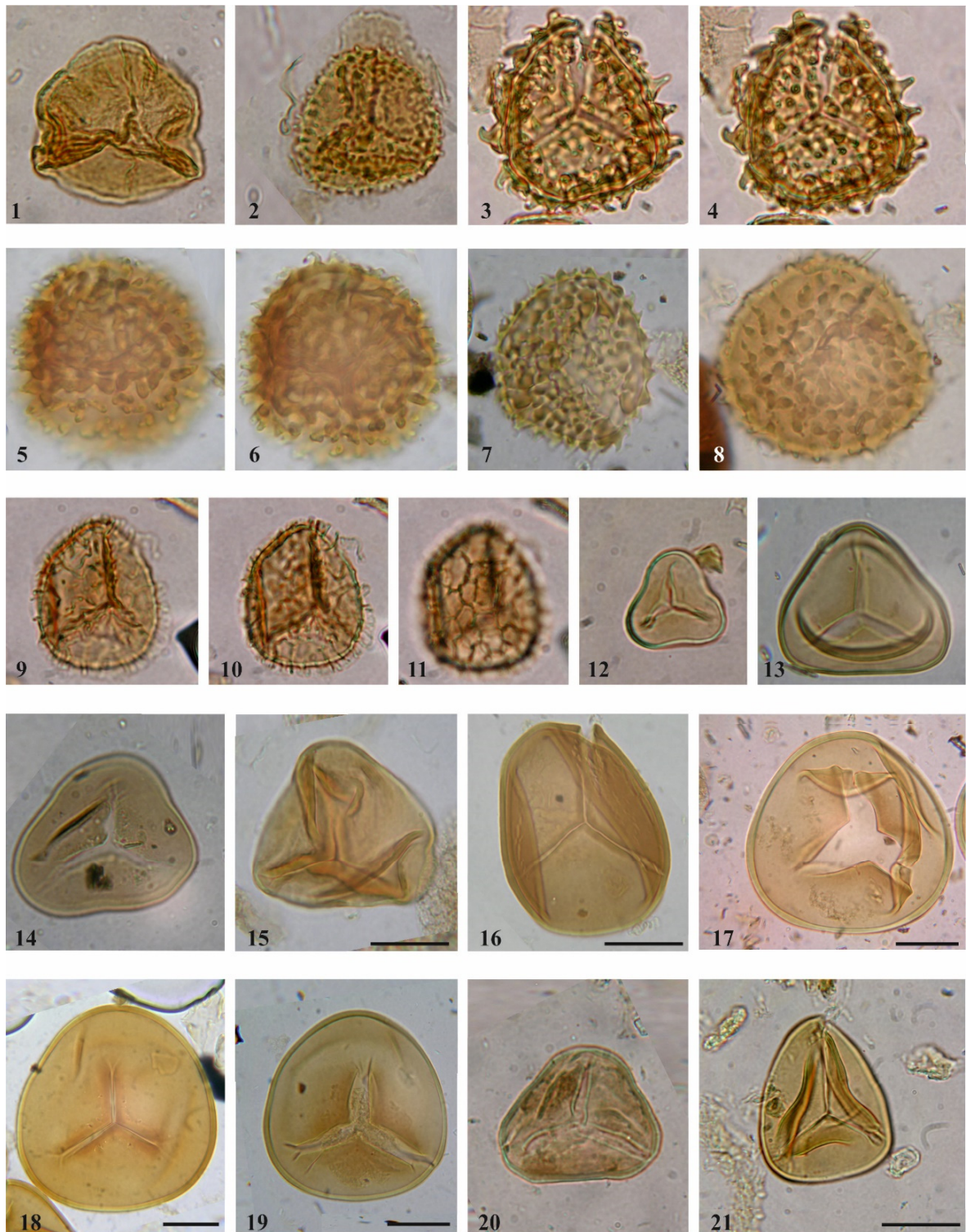
#### LÁMINA 4

- 1 *Lusatisporis cf. punctatus* Krutzsch 1963  
Muestra E-4.
- 2 *Echinatisporis clavatus* Kohlman-Adamska en Stuchlik *et al.* 2001  
Muestra H-1.
- 3-4 *Echinatisporis miocenicus* Krutzsch & Sontag en Krutzsch 1963  
Muestra DC-3
- 5-6 *Echinatisporis cycloides* Krutzsch 1963  
Muestra  $\beta$ -6
- 7 *Echinatosporis sp. 2.* Muestra  $\phi$ -3.
- 8 *Echinatosporis sp. 1.* Muestra F-3.
- 9-11 *Retitriletes cf. pseudoclavatus* Krutzsch 1963  
Muestra DC-1.
- 12 *Leiotriletes microlepioidites* Krutzsch 1962  
Muestra DC-3.
- 13 *Leiotriletes neddenioides* Krutzsch 1962  
Muestra  $\epsilon\phi$ -3.
- 14 *Leiotriletes seidewitzensis* Krutzsch 1962  
Muestra L-4.
- 15 *Leiotriletes wolffii* Krutzsch 1962  
Muestra H-11.
- 16 *Leiotriletes apheles* (Hunger 1952) Krutzsch 1959  
Muestra C-5.
- 17-18 *Leiotriletes maximus* (Pflug en Thomson & Pflug 1953) Krutzsch 1959  
Fig. 17: muestra F-2; fig. 18: muestra J-5.
- 19 *Leiotriletes maxoides* Krutzsch 1962. Muestra H-11.
- 20 *Toroisporis cf. (Toroisporis) stuchlikii* Planderová 1990. Muestra L-2.
- 21 *Toroisporis sp. 1.* Muestra E-1.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías excepto aquellas que tienen escala propia. En estos casos la escala representa igualmente 20  $\mu\text{m}$ .



# LÁMINA 4



20  $\mu$ m

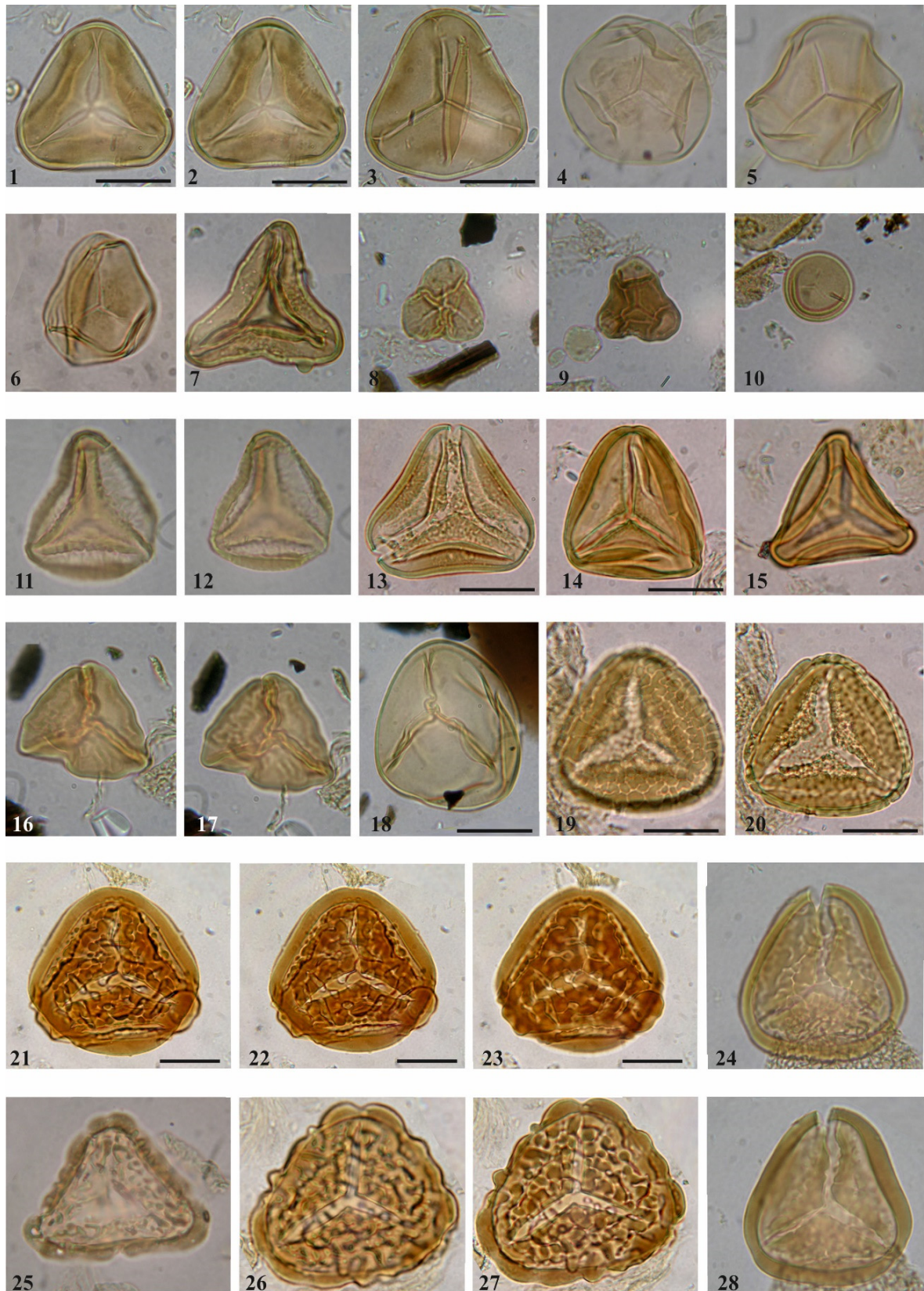
## LÁMINA 5

- 1-2 *Toroisporis (Toroisporis)? pliocaenicus* (Thiergart 1940) Krutzsch 1962  
Muestra  $\alpha$ -5.
- 3 *Toroisporis* sp. Muestra  $\alpha$ -5.
- 4-5 *Monoleiotriletes gracilis* Krutzsch 1959  
Muestra  $\beta$ -6.
- 6 *Monoleiotriletes minimus* Krutzsch 1962  
Muestra E-6.
- 7 *Concavisporites hungaricus* Kedves 1973  
Muestra  $\alpha$ -5.
- 8-9 *Concavisporites minimus* Krutzsch 1962  
Fig. 8: muestra  $\varepsilon\phi$ -2; fig. 9: muestra L-4.
- 10 *Hydrosporis levis* Krutzsch 1962. Muestra  $\gamma$ -1.
- 11-12 *Concavisporites rugulatus* Pflug en Thomson & Pflug 1953  
Muestra A-8.
- 13-14 *Neogenisporis crassicus* Krutzsch 1962. Muestra E-1.
- 15 *Neogenisporis* fsp. 2 en Krutzsch 1962. Muestra A $\alpha$ -1.
- 16-17 *Undulatisporites structuris* Krutzsch 1962. Muestra  $\phi$ -1
- 18 *Undulatisporites* sp. 3 en Cavagnetto 2002. Muestra  $\phi$ -1.
- 19-20 *Ophioglossisporis rotundus* Nagy 1969. Muestra E-1.
- 21-23 *Polypodiaceoisporites marxheimensis* (Mürriger & Pflug 1952 ex Thomson & Pflug 1953) Krutzsch 1959  
Muestra J-3.
- 24, 28 *Polypodiaceoisporites lusaticus* Krutzsch 1967. Muestra H-8.
- 25 *Verrucingulatisporites granulatus* Krutzsch 1967. Muestra F-3.
- 26-27 *Verrucingulatisporites undulatus* Nagy 1963. Muestra L-3.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías excepto aquellas que tienen escala propia. En estos casos la escala representa igualmente 20  $\mu$ m.



# LÁMINA 5



20  $\mu$ m

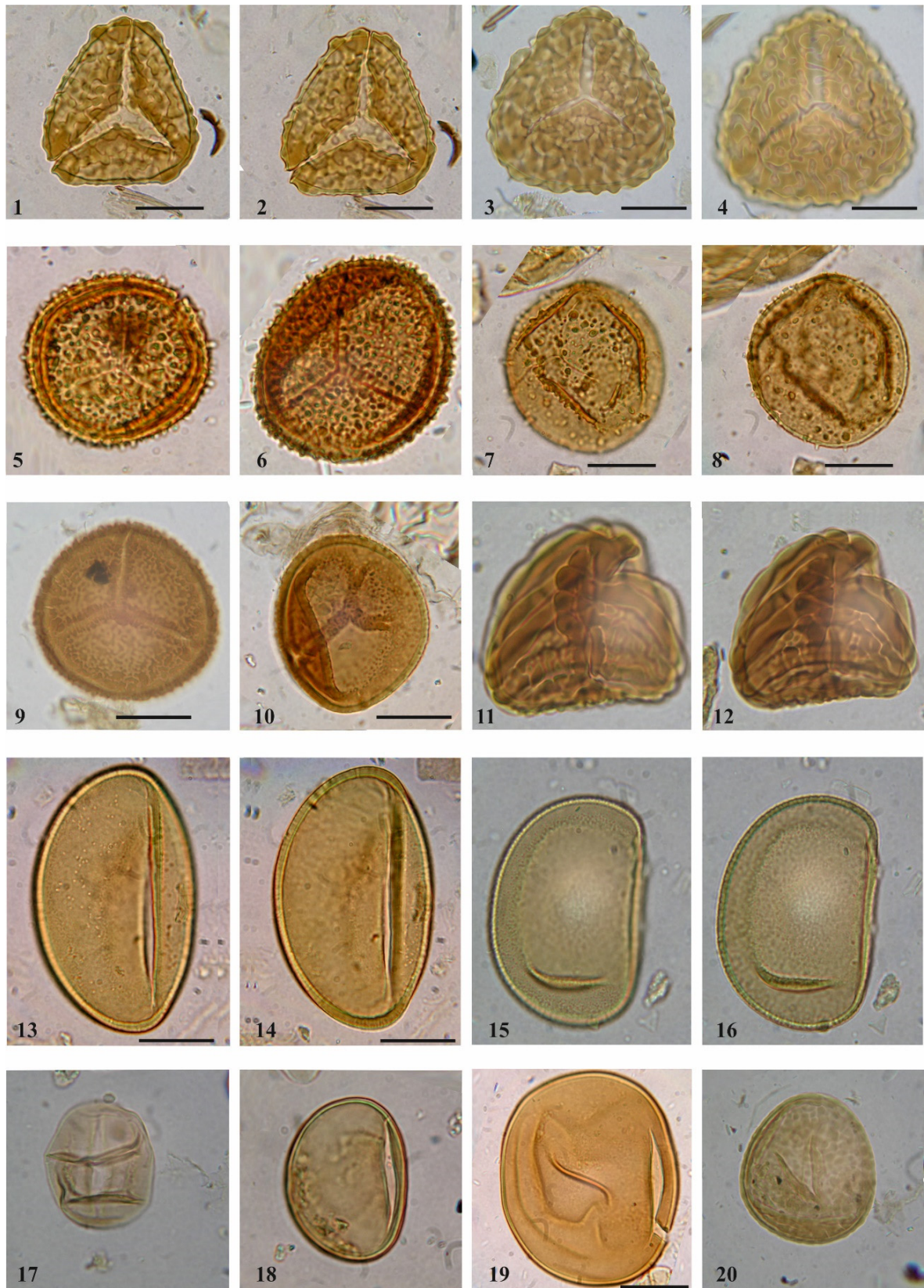


## LÁMINA 6

- 1-2 *Corrugatisporites multivallatus* (Pflug en Thomson & Pflug 1953) Planderová 1990  
Muestra A-2.
- 3-4 *Corrugatisporites* sp. 1  
Muestra H-11.
- 5 *Baculatisporites nanus* (Wolff 1934) Krutzsch 1959  
Muestra F-1.
- 6 *Baculatisporites ovalis* Kedves 1973  
Muestra Aα-1.
- 7-8 *Baculatisporites primarius* (Wolff 1934) Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953  
Muestra E-4.
- 9 *Baculatisporites quintus* (Thomson & Pflug 1953) Krutzsch 1967  
Muestra A-8.
- 10 *Baculatisporites* sp. 1  
Muestra A-8.
- 11-12 *Cicatricosisporites* sp. 1  
Muestra I-4.
- 13-14 *Microfoveolatosporis ellipsoideus* (Pflug en Thomson & Pflug 1953) Krutzsch 1967  
Muestra E-3.
- 15-16 *Microfoveolatosporis neogranuloides* Krutzsch 1967  
Muestra α-5.
- 17 *Laevigatosporites gracilis* Wilson & Webster 1946  
Muestra I-5.
- 18 *Laevigatosporites haardti* (Potonié & Venitz 1934) Thomson & Pflug 1953  
Muestra δ-5.
- 19 *Laevigatosporites major* Cookson 1947 ex Krutzsch 1959  
Muestra Aα-1.
- 20 *Verrucatosporites tenellis* (Krutzsch 1959) Krutzsch 1967  
Muestra φ-3.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías excepto aquellas que tienen escala propia. En estos casos la escala representa igualmente 20 µm.

# LÁMINA 6



20  $\mu\text{m}$  —————

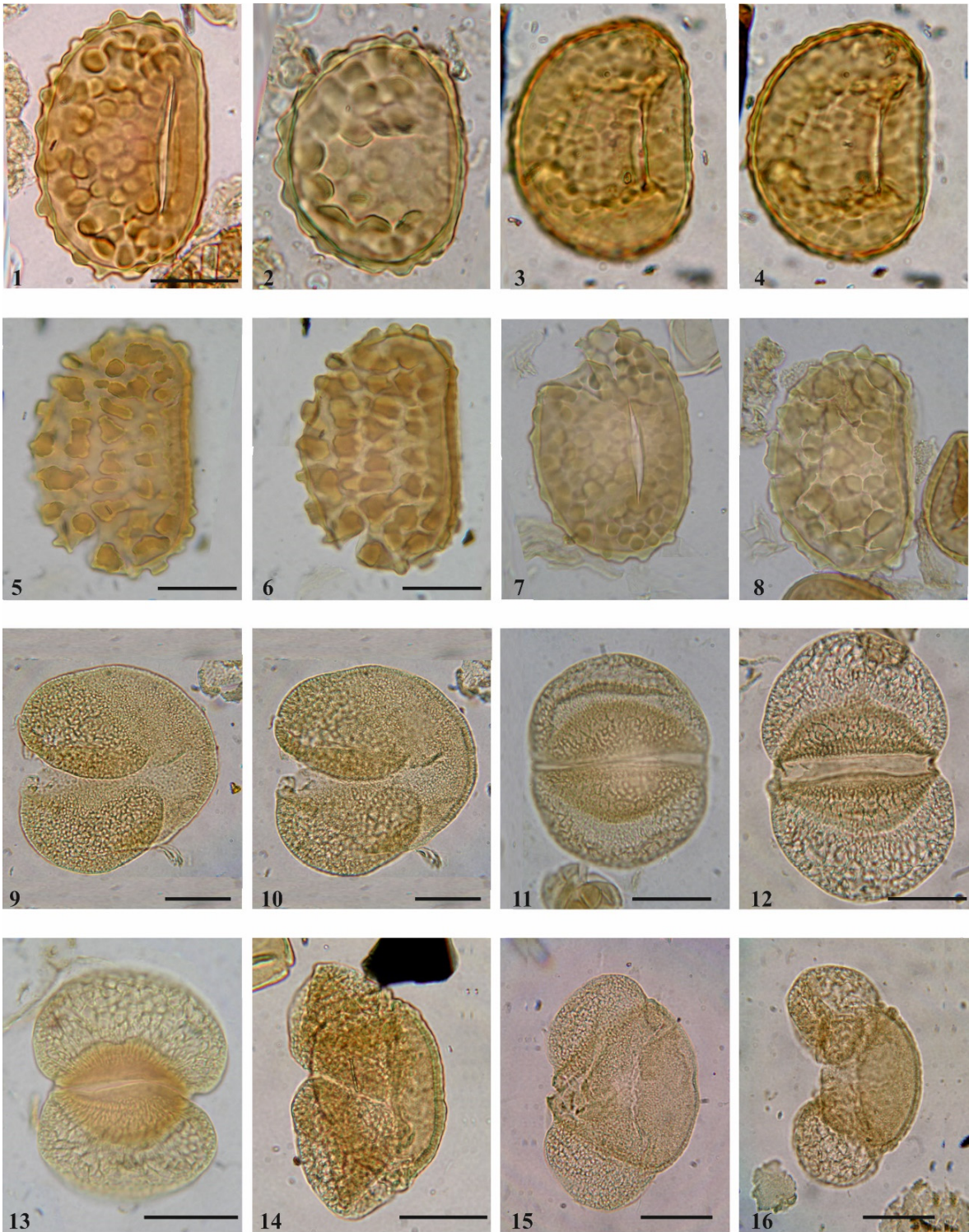
## LÁMINA 7

- 1     *Verrucatosporites alienus* (Potonié 1931) Thomson & Pflug 1953  
Muestra A $\alpha$ -1.
- 2     *Verrucatosporites bockwitzensis* Krutzsch 1967  
Muestra  $\beta$ -4.
- 3-4   *Verrucatosporites favus* (Potonié 1931) Thomson & Pflug 1953  
Muestra F-1.
- 5-6   *Verrucatosporites histiopteroides* Krutzsch 1962  
Muestra  $\beta$ -8.
- 7     *Verrucatosporites irregularis* Krutzsch 1967  
Muestra C-5.
- 8     *Verrucatosporites megabalticus* Krutzsch 1967  
Muestra A-8.
- 9-10   *Abiespollenites* cf. *maximus* Krutzsch 1971 ex Nagy 1985  
Muestra E-1.
- 11    *Cathayapollis potonieii* (Sivak 1976) Ziemińska-Tworzydło en Stuchlik *et al.* 2002  
Muestra J-5.
- 12-13   *Cathayapollis scheuringii* (Sivak 1976) Ziemińska-Tworzydło en Stuchlik *et al.* 2002  
Fig. 12: muestra D-2; fig. 13: muestra A-1.
- 14    *Cedripites* cf. *lusaticus* Krutzsch 1971  
Muestra  $\delta$ -5.
- 15    *Piceapollis praemarianus* Krutzsch 1971 ex Thiele-Pfeiffer 1980  
Muestra E-1.
- 16    *Pinuspollenites labdacus* (Potonié 1931) Raatz 1937  
Muestra E-4.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías excepto aquellas que tienen escala propia. En estos casos la escala representa igualmente 20  $\mu$ m.



# LÁMINA 7



20  $\mu$ m

## LÁMINA 8

- 1-2 *Distachyapites bernheidensis* (Krutzsch 1961) Grabowska & Ważyńska en Stuchlik *et al.* 2002. Muestra F-4.
- 3 *Cycadopites lusaticus* Krutzsch 1970. Muestra  $\delta$ -5.
- 4-6 *Cycadopites* sp. 1  
Figs. 4-5: muestra DC-3; fig. 6: muestra I-2.
- 7-8 *Distachyapites lusaticus* (Krutzsch 1961) Grabowska & Ważyńska en Stuchlik *et al.* 2002. Fig. 7: muestra  $\beta$ -8; fig. 8: muestra  $\beta$ -3.
- 9-12 *Cycadopites* sp.?  
Figs. 9-10: muestra A $\alpha$ -3; figs. 11-12: muestra  $\delta$ -1.
- 13-14 *Cupressacites bockwitzensis* Krutzsch 1971  
Fig. 13: muestra J-3; fig. 14: muestra H-8.
- 15-16 *Cupressacites insulipapillatus* (Trevisan 1967) Krutzsch 1971  
Muestra A-3.
- 17 *Inaperturopollenites concedipites* (Wodehouse 1933) Krutzsch 1971  
Muestra DC-2.
- 18 *Inaperturopollenites dubius* (Potonié & Venitz 1934) Thomson & Pflug 1953  
Muestra A $\alpha$ -3.
- 19 *Inaperturopollenites verrupapillatus* Trevisan 1967  
Muestra DC-1.
- 20 *Inaperturopollenites* sp. Muestra DC-1.
- 21-22 *Sequoiapollenites* sp. Muestra DC-1.
- 23 *Zonalapollenites igniculus* (Potonié 1931) Thomson & Pflug 1953  
Muestra DC-3.
- 24 *Zonalapollenites verrucatus* Krutzsch 1971 ex Ziemińska-Tworzydło 1974  
Muestra A-7.
- 25 *Zonalapollenites* sp. Muestra E-4.
- 26 *Sciadopityspollenites serratus* (Potonié & Venitz 1934) Raatz 1937 ex Potonié 1958  
Muestra  $\delta$ -2.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías excepto aquellas que tienen escala propia. En estos casos la escala representa igualmente 20  $\mu$ m.



# LÁMINA 8



20 µm

## LÁMINA 9

- 1-2 *Arecipites papillosus* (Mürriger & Pflug 1951 ex Thomson & Pflug 1953) Krutzsch 1970.  
Muestra E-5.
- 3-5 *Arecipites cf. brandisensis* Krutzsch 1970.  
Muestra Aα-3.
- 6, 12 *Monocolpopollenites tranquillus* (Potonié 1934) Thomson & Pflug 1953 ex Jansonius & Hills 1976  
Muestra DC-1.
- 7-8 *Arecipites klettwitzensis* Krutzsch 1970.  
Muestra εφ-4.
- 9-11 *Arecipites convexus* (Thiergart 1938) Krutzsch 1970.  
Muestra DC-1.
- 13-14 *Arecipites longicolpatus* Krutzsch 1970  
Muestra A-4.
- 15-17 *Arecipites minireticulatus* Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło en Stuchlik *et al.* 2014  
Muestra DC-2.
- 18, 24 *Emmapollis sp. 1*  
Muestra J-5.
- 19-20 *Arecipites symmetricus* Krutzsch 1970  
Muestra δ-7.
- 21-23 *Liliacidites crassisulcatus* Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło en Stuchlik *et al.* 2014  
Muestra α-4.
- 25-28 *Emmapollis major* Krutzsch & Vanhoorne 1977  
Figs. 25-26: muestra H-8; Fig. 27: muestra C-B; Fig. 28: muestra E-2.
- 29-31 *Nupharipollis echinatus* Krutzsch 1970  
Figs. 29-30: muestra F-4; Fig. 31: muestra DC-3.
- 32-36 Tipo *Lemna*  
Figs. 32-33: muestra Aα-3; Figs. 34-35: muestra E-1; Fig. 36: muestra γ-1.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.



# LÁMINA 9



20  $\mu$ m

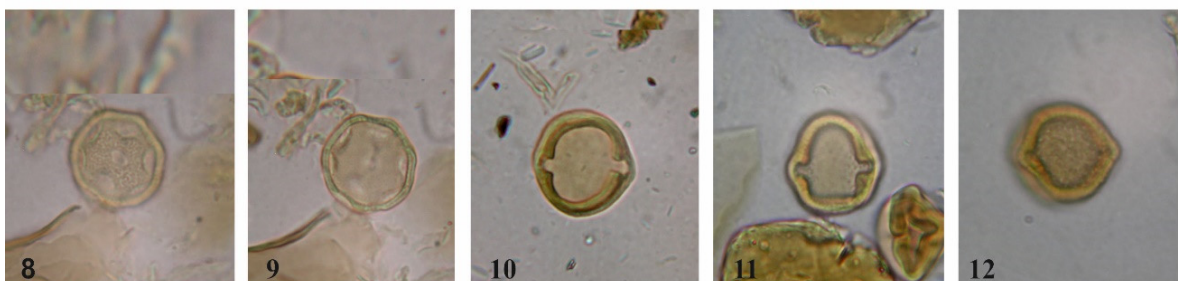
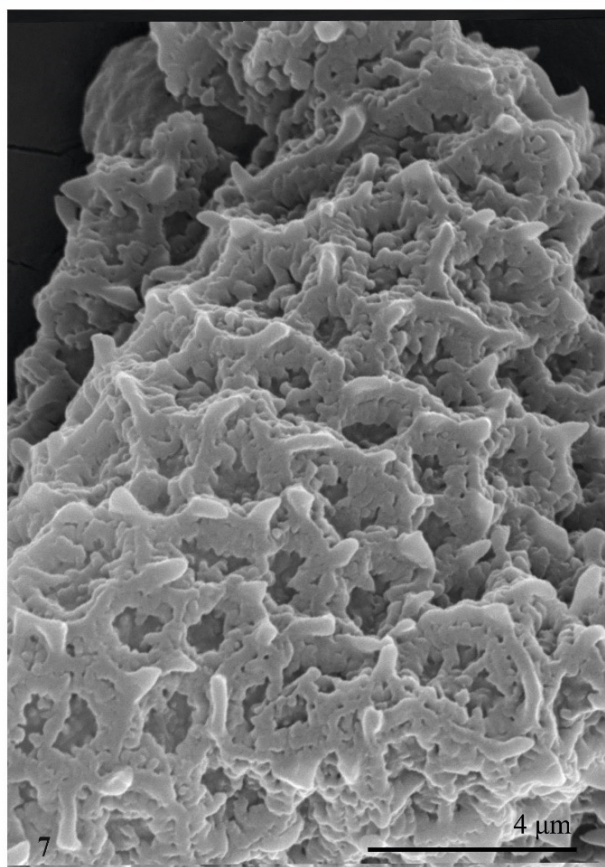
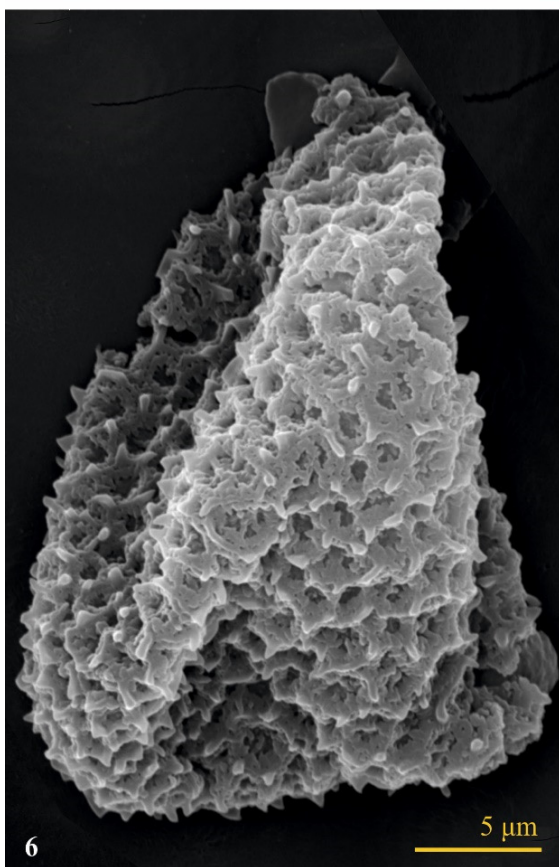
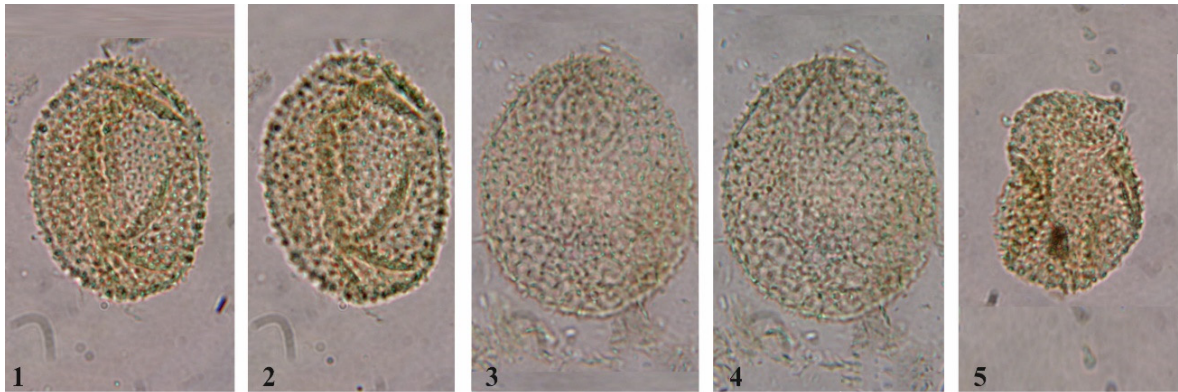


## LÁMINA 10

- 1-7 ***Punctilongisulcites punctiechinatus*** Krutzsch 1970  
Figs. 1-2, 5: muestra E-1; figs. 3-4: muestra G-1; figs. 6-7: muestra  $\alpha$ -3 (SEM).
- 8-9 ***Orapollis potsdamensis*** Krutzsch 1966  
Muestra A-4
- 10-12 ***Dicolporopollenites middendorffii*** (Potonié 1931) Krutzsch 1970 ex Jansonius & Hills 1981  
Fig. 10: muestra A-1; fig. 11: muestra J-5; fig. 3: muestra C-B.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.

# LÁMINA 10



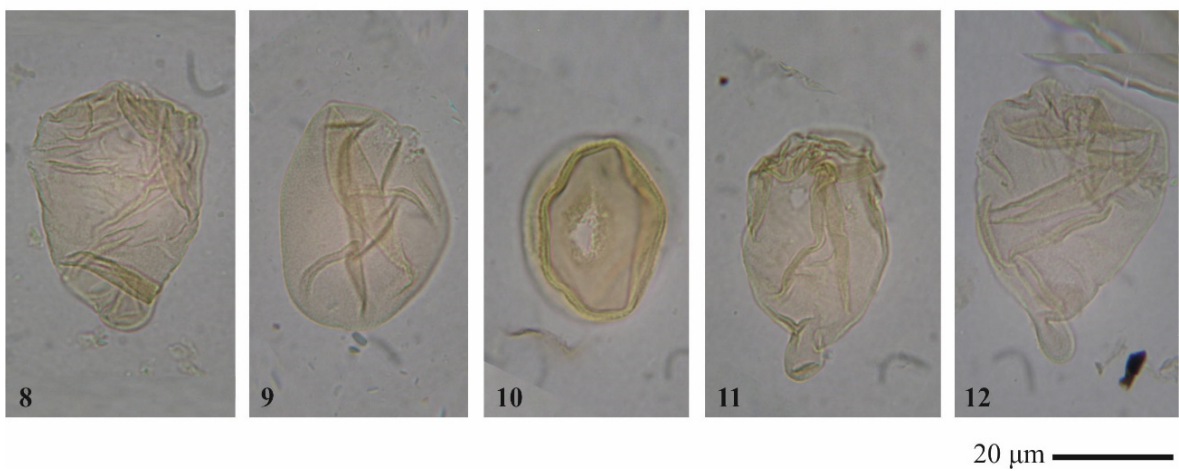
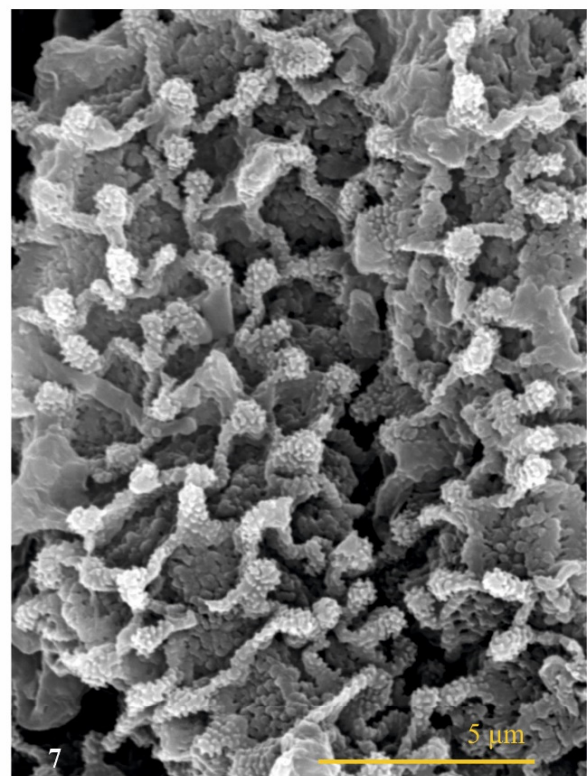
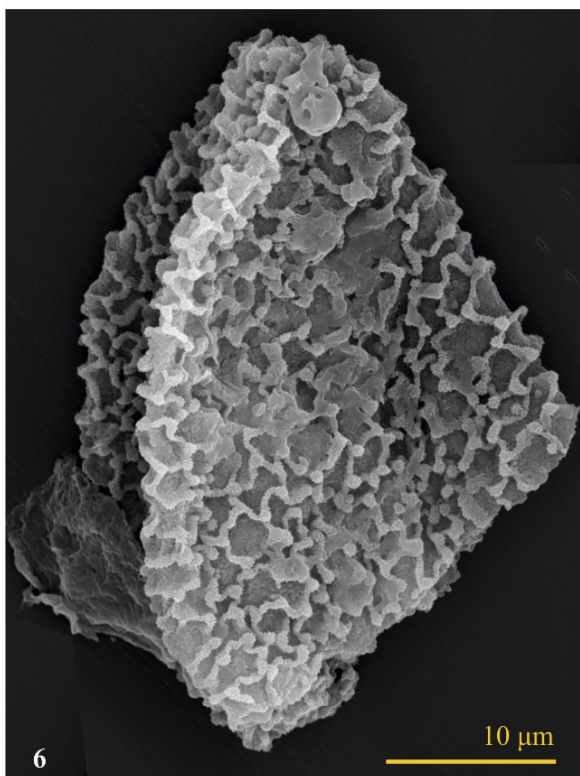
## LÁMINA 11

- 1-2 *Magnoliaepollenites cf. neogenicus* (Krutzsch 1970) Mohr 1984  
Muestra I-2.
- 3-7 *Punctilongisulcites* sp. 1  
Figs. 3-5: muestra C-B; figs. 6-7: muestra C-B (SEM).
- 8-10 *Cyperaceapollis neogenicus* Krutzsch 1970  
Figs. 8: muestra H-4; fig. 9: muestra  $\delta$ -1; fig. 10: muestra C-1.
- 11-12 *Cyperaceapollis piriformis* Thiele-Pfeiffer 1980  
Fig. 11: muestra  $\beta$ -3; fig. 12: muestra  $\delta$ -1.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías excepto aquellas que tienen escala propia. En estos casos la escala representa igualmente 20  $\mu$ m.



# LÁMINA 11



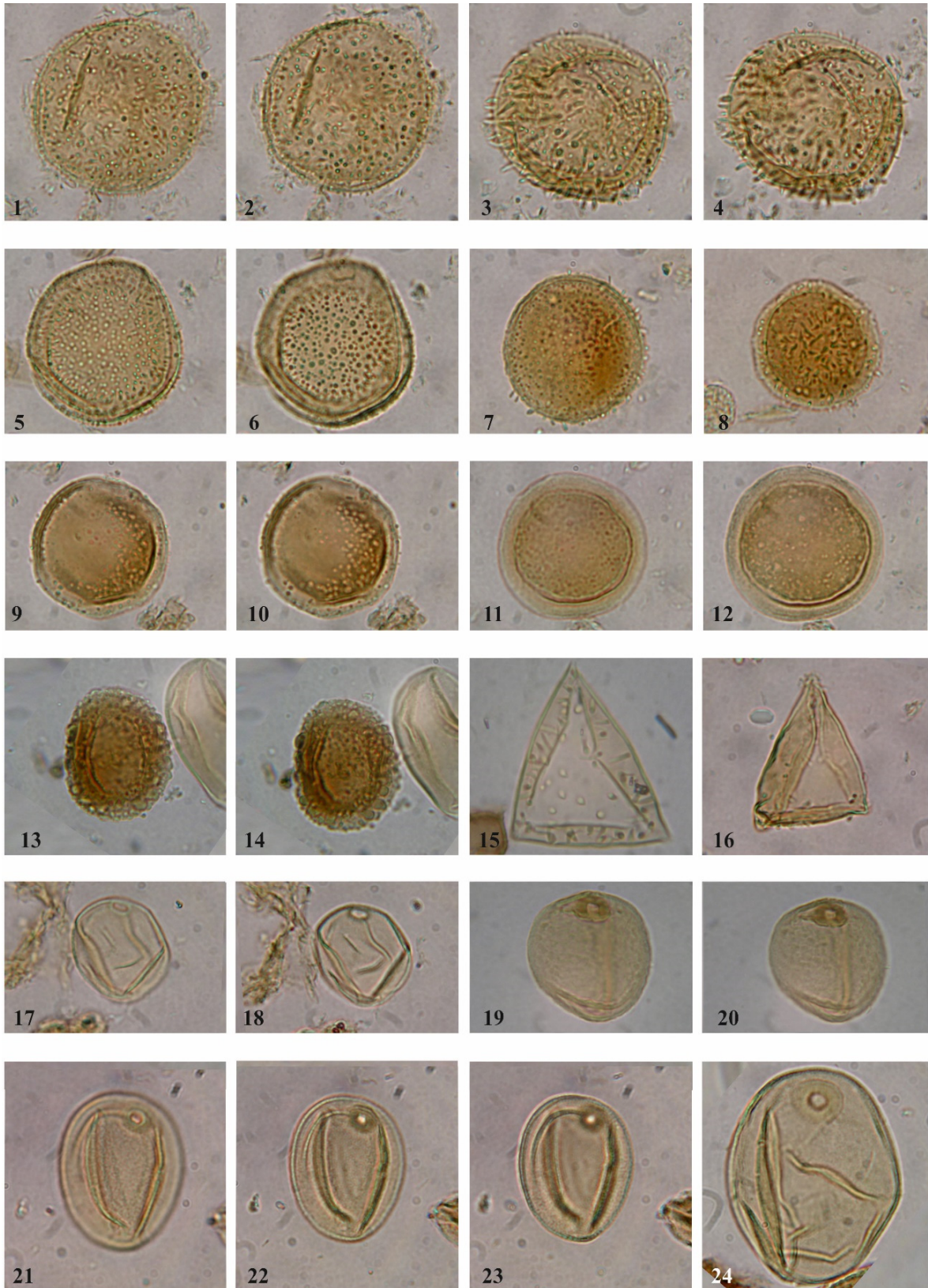
## LÁMINA 12

- 1-8 *Nymphaeapollenites* sp. 1  
Figs. 1-4: muestra G-1; figs. 5-7: muestra J3; fig. 8: muestra H-9.
- 9-12 *Nymphaeapollenites* sp. 2  
Figs. 9-10: muestra J-1; figs. 11-12: muestra L-3.
- 13-14 *Nymphaeapollenites* sp. 3  
Muestra L-4.
- 15-16 *Nymphaeapollenites* sp. 4  
Fig. 15: muestra B-1; fig. 16: muestra G-2.
- 17-18 *Graminidites crassiglobosus* (Trevisan 1967) Krutzsch 1970  
Muestra Aα-1.
- 19-20 *Graminidites* sp. 1  
Muestra C-B.
- 21-23 *Graminidites pseudogramineus* Krutzsch 1970  
Muestra DC-3.
- 24 *Graminidites* cf. *bambusoides* Stuchlik en Ziemińska-Tworzydło *et al.* 1994  
Muestra DC-1.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.



# LÁMINA 12



20 μm

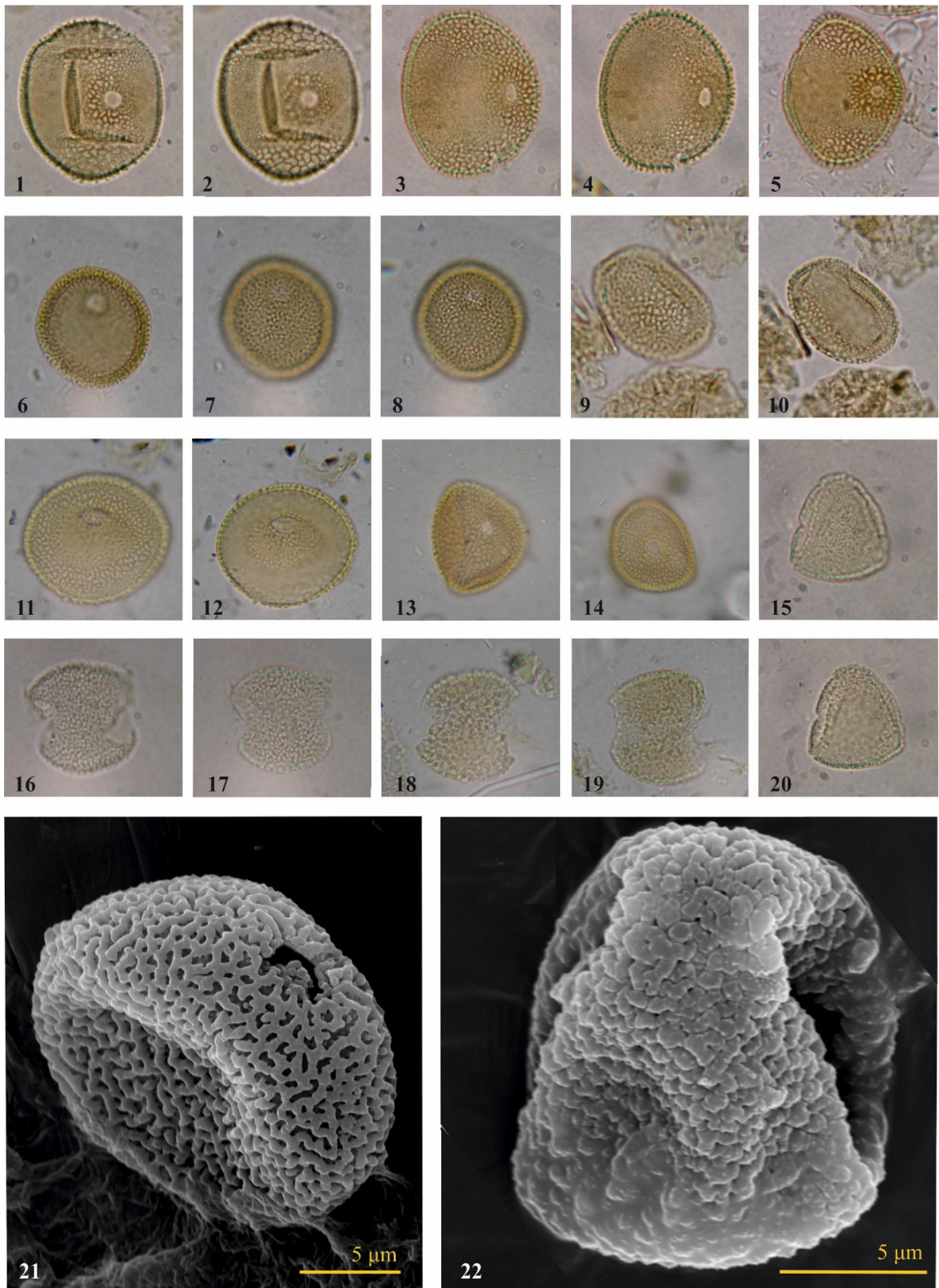
## LÁMINA 13

- 1-5 *Aglaoreidia pristina* Fowler 1971  
Figs. 1-2, 5: muestra A $\alpha$ -1; figs. 3-4: muestra G-2.
- 7-8 *Sparganiaceapollenites neogenicus* Krutzsch 1970  
Muestra  $\alpha$ -3.
- 9-10 *Potamogetonacidites ovalis* Grabowska & Ważyńska en Stuchlik *et al.*, 2009  
Muestra DC-1.
- 11-12 *Sparganiaceapollenites magnoides* Krutzsch 1970  
Muestra  $\varphi$ -1.
- 13-14 *Sparganiaceapollenites polygonalis* Thiergart 1937  
Muestra  $\beta$ -6.
- 15-17, 20 *Dicolpopollis kockelii* Pflanzl 1956 ex Potonié 1966  
Figs. 15, 20: muestra F-4; figs. 16-17: muestra  $\beta$ -2.
- 18-19 *Dicolpopollis* sp.1  
Fig. 18: muestra C-B; fig. 19: muestra H-8.
- 21 *Sparganiaceapollenites* sp.  
Muestra  $\beta$ -6 (SEM).
- 22 *Dicolpopollis* sp. 1  
Muestra  $\beta$ -8 (SEM).

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.



# LÁMINA 13



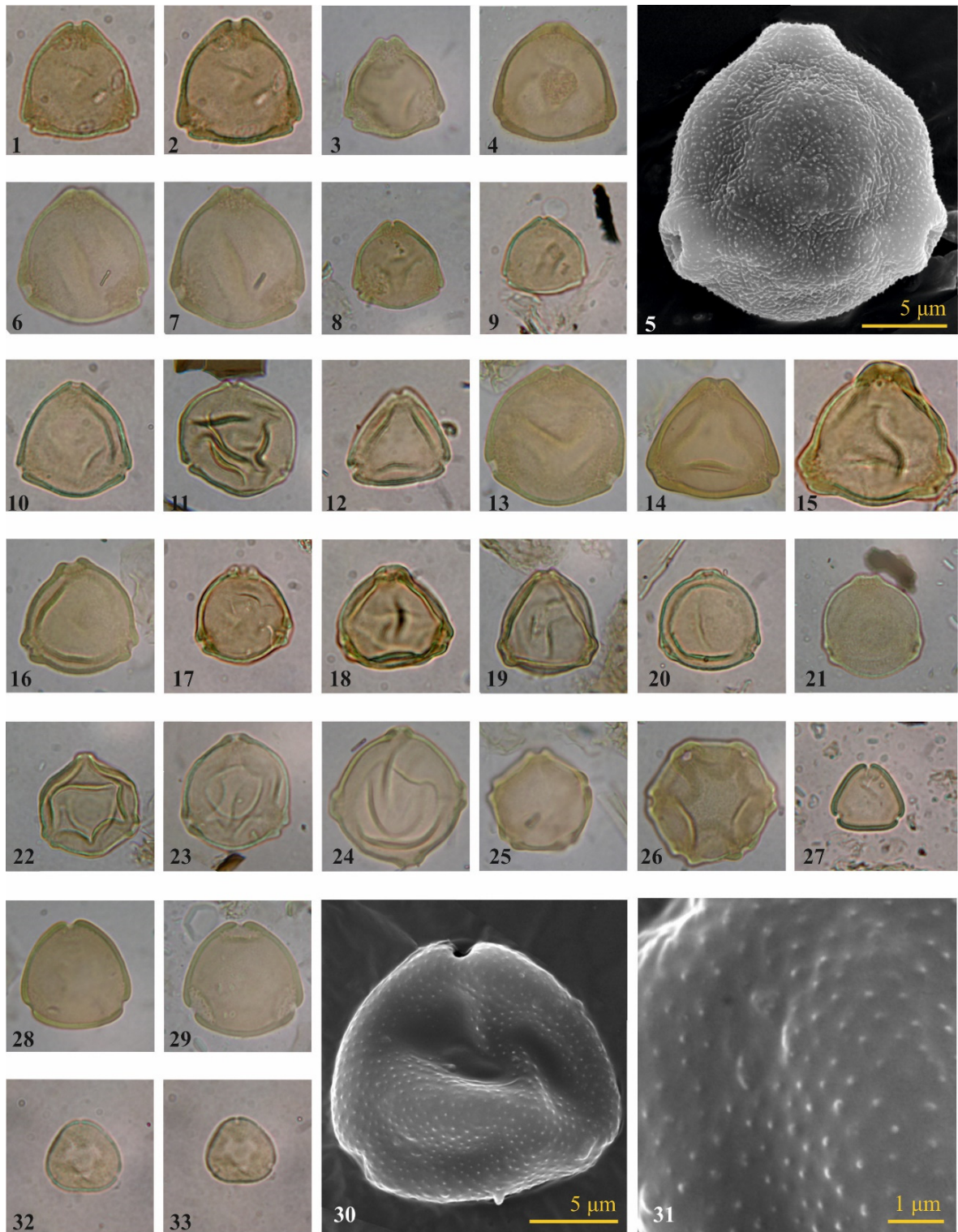


## LÁMINA 14

- 1-3, 5 *Myricipites bituitus* (Potonié 1931) Nagy 1969  
Figs. 1-2: muestra DC-1; fig. 3: muestra  $\delta$ -1; fig. 5: muestra F-3 (SEM).
- 4, 6-7 *Myricipites coryphaeus* (Potonié 1931) Potonié 1960  
Figs. 4: muestra  $\beta$ -6; figs. 6-7: muestra A-3.
- 8-9 *Myricipites microcoryphaeus* (Potonié 1931) Słodkowska en Ziemińska-Tworzydło *et al.* 1994. Fig. 8: muestra  $\alpha$ -2; fig. 9: muestra  $\beta$ -5.
- 10-11 *Triporopollenites coryloides* Pflug en Thomson & Pflug 1953  
Fig. 10: muestra DC-3; fig. 11: muestra  $\varepsilon\phi$ -2.
- 12 *Myricipites myricoides* (Kremp 1949) Nagy 1969. Muestra  $\beta$ -4.
- 13 *Myricipites peregriniformis* Grabowska & Ważyńska 2009. Muestra  $\delta$ -1.
- 14-15 *Triatriopollenites rurensis* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953  
Fig. 14: muestra  $\beta$ -6; fig. 15: muestra E-3.
- 16-17 *Trivestibulopollenites betuloides* Pflug en Thomson & Pflug 1953  
Fig. 16: muestra  $\varepsilon$ -1; fig. 17: muestra DC-1.
- 18-19 *Betulaepollenites microexcelsus* (Potonié 1931) Potonié 1934 ex Potonié 1960  
Fig. 18: muestra DC-1; fig. 19: muestra H-8.
- 20-21 *Ostryoipollenites rhenanus* Thomson en Potonié, Thomson & Thiergart 1950 ex Potonié 1960. Fig. 20: muestra  $\delta$ -5; fig. 21: muestra  $\phi$ -5.
- 22 *Ostryoipollenites* sp. 1. Muestra  $\alpha$ -3.
- 23 *Ostryoipollenites* sp. 2. Muestra  $\beta$ -2.
- 24 *Carpinipites carpinoides* (Pflug 1953) Nagy 1985. Muestra B-1.
- 25 *Alnipollenites metaplasmus* (Potonié 1931) Potonié 1960. Muestra A-1.
- 26 *Alnipollenites verus* (Potonié 1931) Potonié 1931. Muestra  $\varepsilon\phi$ -3.
- 27 *Momipites quietus* (Potonié 1931) Nichols 1973. Muestra  $\beta$ -7.
- 28-31 *Momipites punctatus* (Potonié 1931) Nagy 1969  
Fig. 28: muestra C-B; fig. 29: muestra A-4; figs. 30-31: muestra F-2 (SEM).
- 32-33 *Momipites gracilis* (Potonié 1931) Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło en Stuchlik *et al.* 2009. Muestra J-2.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.

# LÁMINA 14



20  $\mu\text{m}$  —————

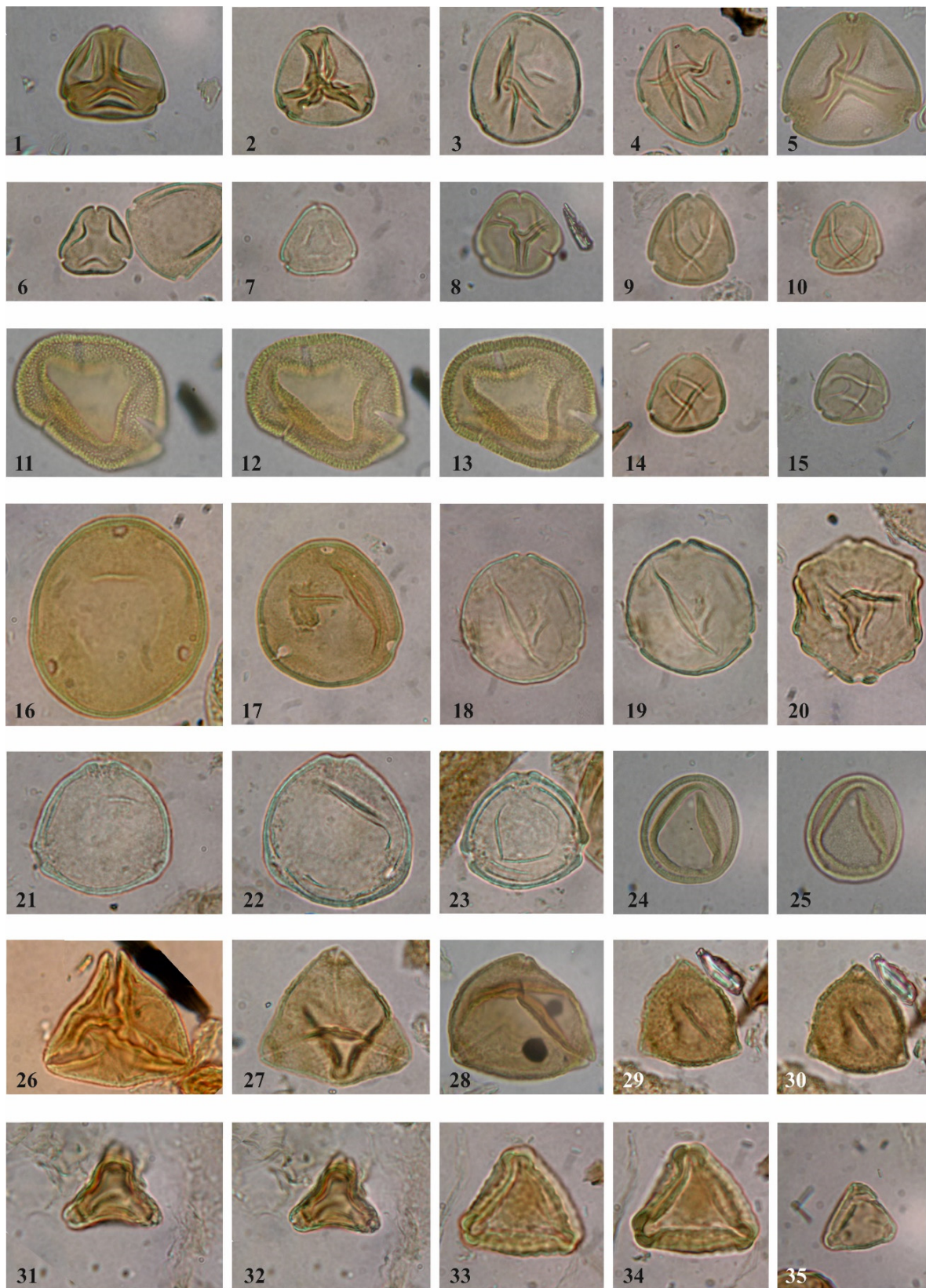
## LÁMINA 15

- 1-2 *Plicatopollis plicatus* (Potonié 1934) Krutzsch 1962  
Fig. 1: muestra  $\alpha$ -3; fig. 2: muestra  $\delta$ -2.
- 3-5 *Plicatopollis hungaricus* Kedves 1974  
Fig. 3: muestra I-2; fig. 4: muestra  $\beta$ -7; fig. 5: muestra  $\alpha$ -4.
- 6-7 *Plicatopollis lunatus* Kedves 1974. Fig. 6: muestra  $\beta$ -7; fig. 7: muestra F-4.
- 8 *Platycaryapollenites anticyclus* (Krutzsch & Vanhoorne 1977) Kedves 1992  
Muestra  $\varepsilon\phi$ -3.
- 9-10 *Platycaryapollenites miocaenicus* Nagy 1969  
Fig. 9: muestra J-4; fig. 10: muestra J-2.
- 11-13 *Subtriporopollenites scissus* Pflug en Thomson & Pflug 1953. Muestra  $\varepsilon\phi$ -4.
- 14-15 *Platycaryapollenites platycaryoides* (Roche 1969) Kedves 1992  
Fig. 14: muestra H-2; fig. 15: muestra J-5.
- 16-17 *Caryapollenites simplex* (Potonié 1931) Raatz 1937 ex Potonié 1960  
Fig. 16: muestra E-2; fig. 17: muestra E-6.
- 18-19 *Caryapollenites eograxis* Krutzsch & Vanhoorne 1977. Muestra G-1.
- 20 *Polyatriopollenites stellatus* (Potonié 1931) Pflug 1953. Muestra DC-3.
- 21-23 *Triporopollenites robustus* (Mürriger & Pflug 1951) Pflug 1953. Muestra L-2.
- 24-25 *Subtriporopollenites anulatus* subsp. *nanus* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953. Muestra I-4.
- 26 *Boehlensipollis* cf. *hohli* Krutzsch 1962. Muestra  $\delta$ -5.
- 27-28 *Slovakipollis čechoviči* (Pačtová 1958) Krutzsch 1962  
Fig. 27: muestra A $\alpha$ -3; fig. 28: muestra A-1.
- 29-30 *Slovakipollis hippophaëoides* Krutzsch 1962. Muestra A $\alpha$ -2.
- 31-32 *Basopollis periodus* (Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953) Pflug 1953  
Muestra L-3.
- 33-34 *Interpollis* cf. *supplingensis* (Pflug 1953) Krutzsch 1961. Muestra A $\alpha$ -1.
- 35 *Interporopollenites elector* Pflug 1953. Muestra F-3.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.



# LÁMINA 15



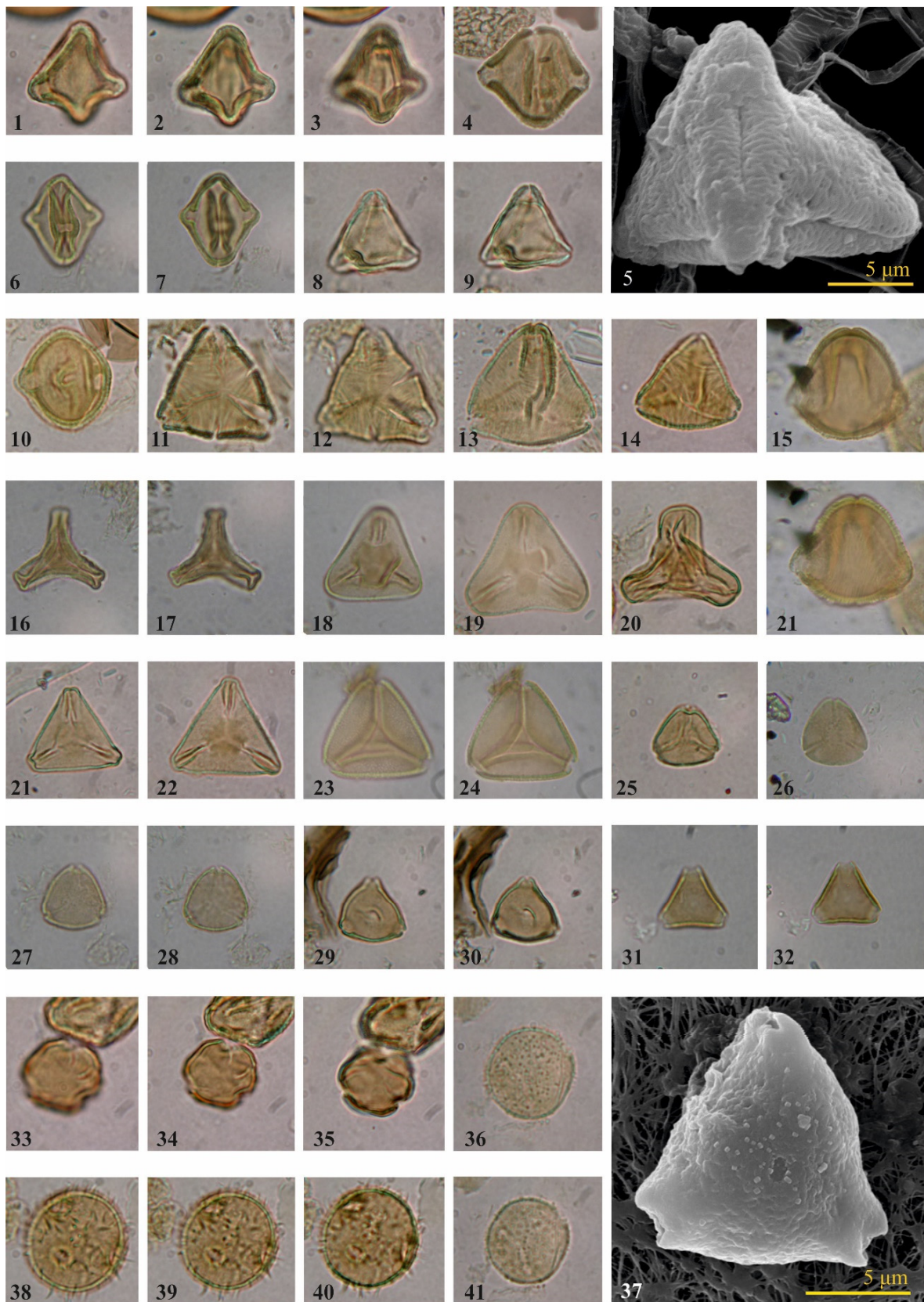
## LÁMINA 16

- 1-4 ***Pentapollenites pentangulus*** (Pflug en Thomson & Pflug 1953) Krutzsch 1962  
Figs. 1-3: muestra D-1; fig. 4: muestra F-2.
- 5-10 ***Pentapollenites regulatus*** Krutzsch 1962  
Fig. 5: muestra J-2 (SEM); figs. 6-7: muestra J-5; figs. 8-9: muestra J-1; fig. 10: muestra J-4.
- 11-12 ***Pentapollenites striatus subsp. striatus*** Krutzsch 1962  
Muestra J-3.
- 13-15, 21 ***Pentapollenites striatus subsp. parastriatus*** Krutzsch 1962  
Fig. 13: muestra I-1; fig. 14: muestra E-2; figs. 15, 21: muestra A-6.
- 16-17 ***Gothanipollis gothanii*** Krutzsch 1959  
Muestra H-8.
- 18-19 ***Gothanipollis cf. loranthoides*** Grabowska en Stuchlik *et al.* 2014  
Fig. 18: muestra B-1; fig. 19: muestra A-4.
- 20 ***Gothanipollis raerius*** Krutzsch 1959  
Muestra A $\alpha$ -1.
- 21-22 ***Gothanipollis sp. 1***  
Fig. 22: muestra A $\alpha$ -1; fig. 22: muestra E-3.
- 23-24 ***Cupanieidites orthoteichus*** Cookson & Pike 1954 ex Potonié 1960  
Muestra A-3.
- 25 ***Cupanieidites eucalyptoides*** Krutzsch 1962  
Muestra  $\beta$ -4.
- 26-28 ***Myrtaceidites aff. parvus*** Cookson & Pike 1954 ex Frederiksen 1980  
Fig. 26: muestra I-4; figs. 27-28: muestra H-8.
- 29-32, 37 ***Olaxipollis matthesii*** Krutzsch 1962  
Figs. 29-30: muestra  $\beta$ -7; figs. 31-32: muestra  $\epsilon\phi$ -1; fig. 37: muestra H-8.
- 33-35 **Melastomataceae** gen. et sp. indet.  
Muestra DC-3.
- 36, 41 ***Compositoipollenites minimus*** Krutzsch & Vanhoorne 1977  
Muestra J-4.
- 38-40 ***Compositoipollenites rhizophorus*** (Potonié 1934) Potonié 1951 ex Potonié 1960  
Muestra DC-1.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.



# LÁMINA 16



20  $\mu\text{m}$  —————

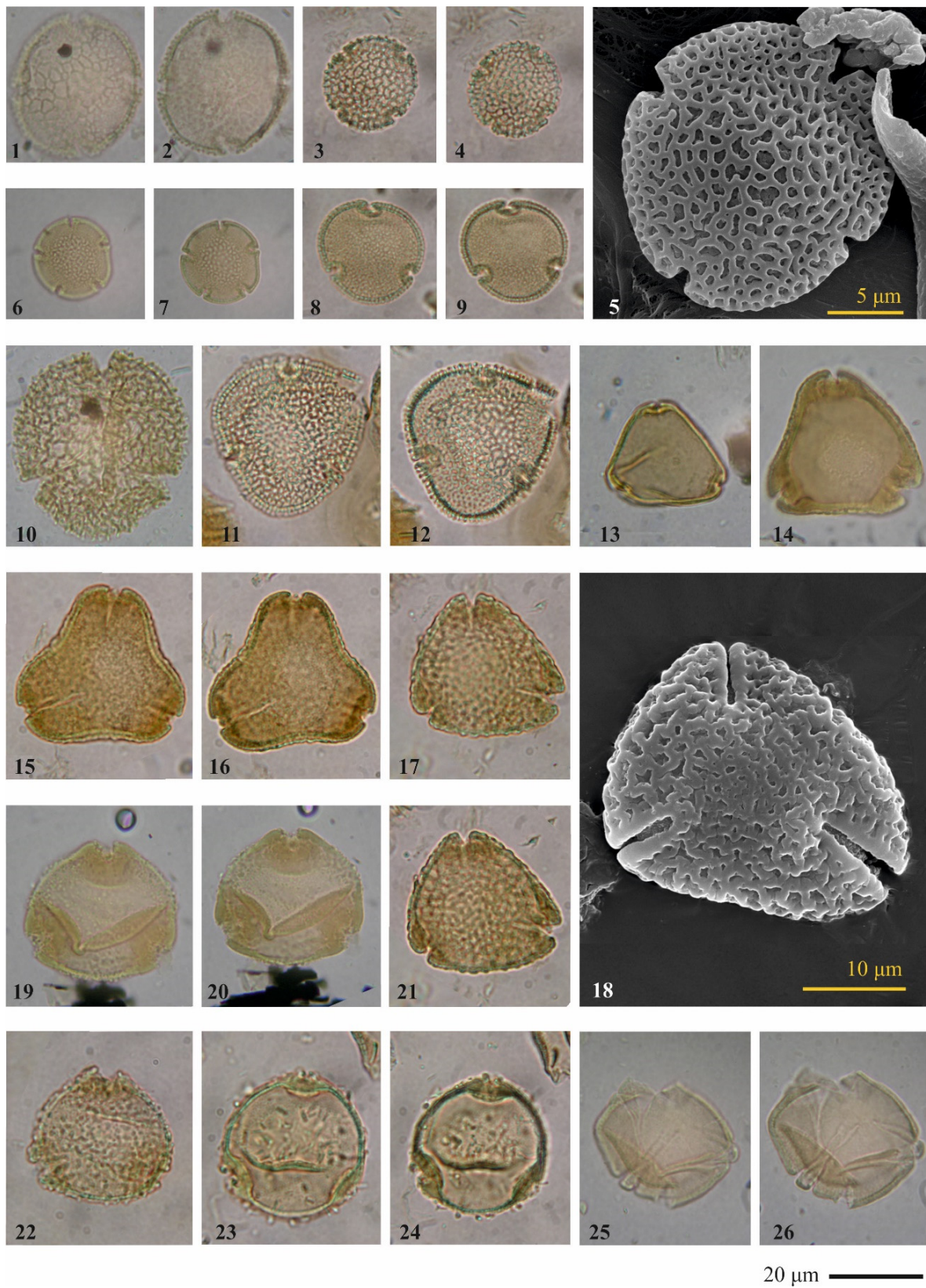
## LÁMINA 17

- 1-2 *Reevesiapollis arslanensis* (Nakoman 1968) Krutzsch 2004  
Muestra F-3.
- 3-5 *Reevesiapollis triangulus* (Mamczar 1960) Krutzsch 1970  
Figs. 3-4: muestra D-2; fig. 5: muestra E-2 (SEM).
- 6-7 *Reevesiapollis reticulatus* (Couper 1960) Krutzsch 1970  
Muestra  $\delta$ -1.
- 8-9 *Intratropollenites polonicus* Mai 1961  
Muestra E-5.
- 10 *Bombacacidites isoreticulatus* McIntyre 1965  
Muestra  $\beta$ -12.
- 11-12 *Bombacacidites reticulatus* Krutzsch 1961  
Muestra I-2.
- 13 *Symplocoipollenites triangulus* (Potonié 1931) Potonié 1951 ex Potonié 1960  
Muestra  $\alpha$ -2.
- 14-16 *Symplocoipollenites vestibulum* (Potonié 1931) Potonié 1960  
Fig. 14: muestra A $\alpha$ -3; figs. 15-16: muestra A $\alpha$ -1.
- 17-18, 21-22 *Symplocoipollenites matusus* (Doktorowicz-Hrebicka 1960) Ziemińska-Tworzydło 1994  
Figs. 17, 21: muestra B-A; fig. 18: muestra H-10 (SEM); fig. 22: muestra L-3.
- 19-20 *Symplocoipollenites calauensis* (Krutzsch 1961) Grabowska en Stuchlik *et al.* 2014  
Muestra A-5.
- 23-24 *Symplocoipollenites rarobaculatus* (Thiele-Pfeiffer 1980) Ashraf & Mosbrugger 1996  
Muestra E-5.
- 25-26 *Psilatricolporites cf. operculatus* Van der Hammen & Wijmstra 1964  
Muestra I-4.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.



# LÁMINA 17



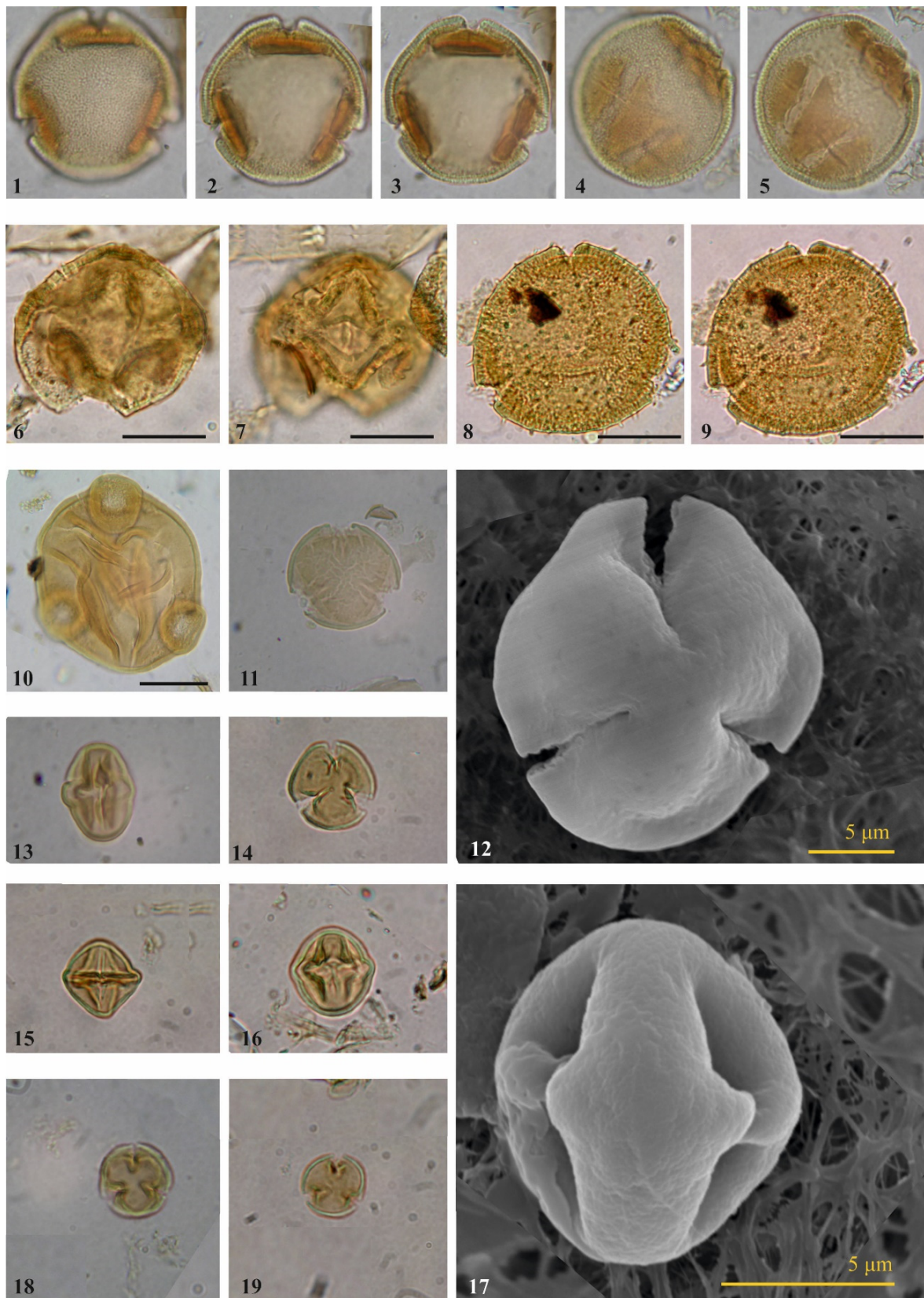


## LÁMINA 18

- 1-5 *Tricolporopollenites vancampoe* Kedves 1964  
Figs. 1-3: muestra I-4; figs. 4-5: muestra A-8.
- 6-7 *Lonicerapollis galwitzii* Krutzsch 1962  
Muestra C-3.
- 8-9 *Lonicerapollis* sp. 1  
Muestra E-1.
- 10 *Corsinipollenites oculusnoctis* (Thiergart 1940) Nakoman 1965  
Muestra  $\beta$ -8.
- 11-14 *Cyrillaceaepollenites megaexactus* (Potonié 1931) Potonié 1960  
Fig. 11: muestra  $\beta$ -4; fig. 12: muestra H-10 (SEM); fig. 13: A-5; fig. 14: muestra  $\delta$ -2.
- 15-18 *Cyrillaceaepollenites brühlensis* (Thomson en Potonié, Thomson & Thiergart 1950)  
Durska en Stuchlik *et al.* 2014  
Fig. 15: muestra E-6; fig. 16: muestra  $\beta$ -4; fig. 17: muestra H-4 (SEM); fig. 18: muestra H-8.
- 19 *Cyrillaceaepollenites exactus* (Potonié 1931) Potonié 1960  
Muestra DC-1.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías excepto aquellas que tienen escala propia. En estos casos la escala representa igualmente 20  $\mu\text{m}$ .

# LÁMINA 18



20 µm

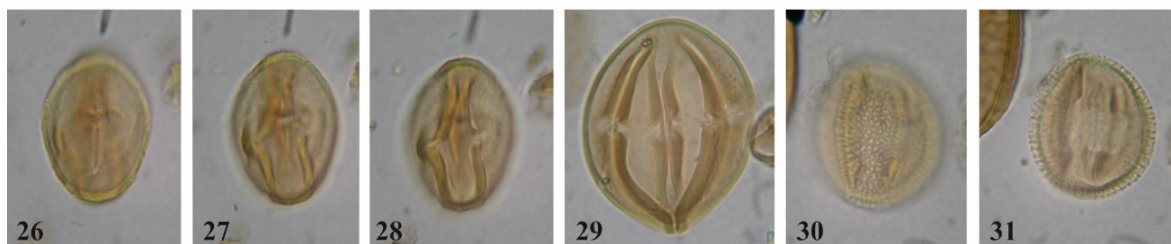
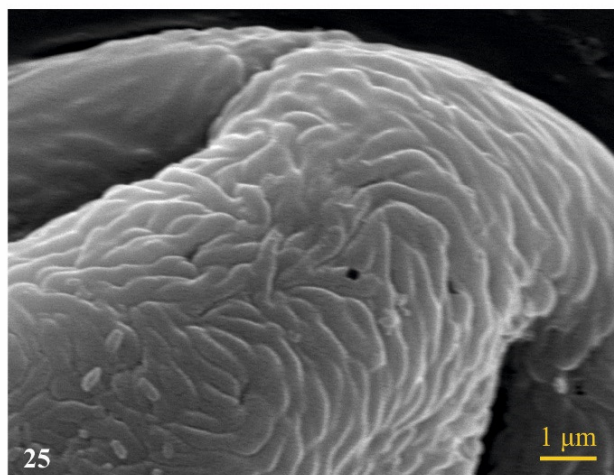
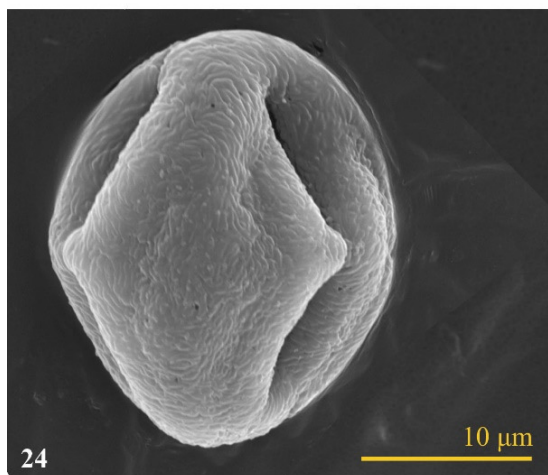
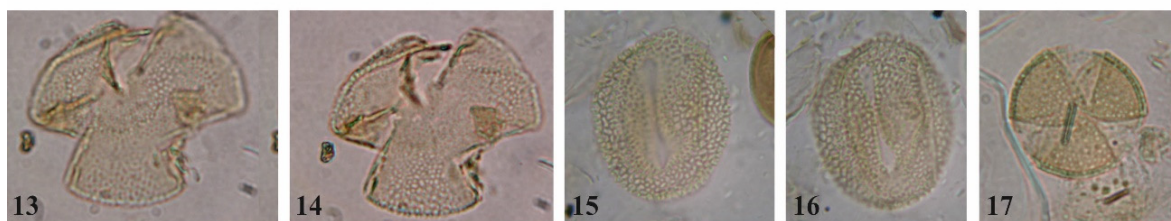
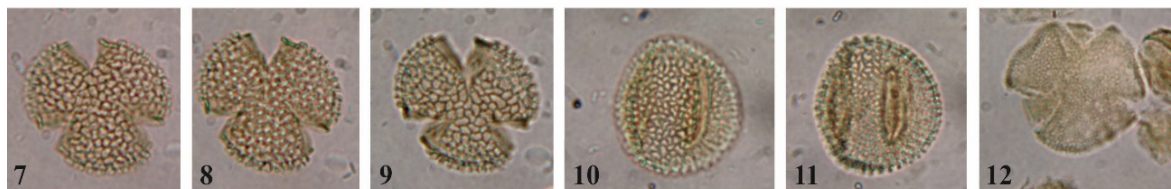
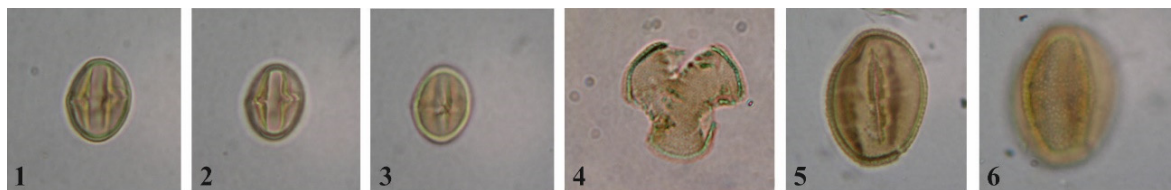
## LÁMINA 19

- 1-3 *Cyrillaceaepollenites exactus* (Potonié 1931) Potonié 1960  
Muestra B-1.
- 4-6 *Platanipollis ipelensis* (Pactlová 1966) Grabowska en Ziemińska-Tworzydło *et al.* 1994  
Fig. 4: muestra DC-1; figs. 5-6: muestra C-B.
- 7-11 Tipo *Embolanthera*  
Figs. 7-9: muestra DC-1; figs. 10-11: muestra D-2.
- 12 Tipo *Disanthus*  
Muestra A $\alpha$ -1.
- 13-16 *Tricolporopollenites indeterminatus* (Romanowicz 1961) Ziemińska-Tworzydło 1974  
Figs. 13-14: muestra DC-1; figs. 15-16: muestra C-B.
- 17, 23 *Corylopsipollenites* cf. *microreticulatus* Worobiec en Stuchlik *et al.* 2014  
Muestra A $\alpha$ -3.
- 18-22, 24-25 *Lythraceapollenites decodonensis* Stuchlik en Ziemińska-Tworzydło *et al.* 1994  
Figs. 18-19: muestra E-3; fig. 20: muestra  $\beta$ -10; fig. 21: muestra F-1; fig. 22: muestra H-9; figs. 24-25: muestra F-2 (SEM).
- 26-28 *Lythraceapollenites striatus* Grabowska en Stuchlik *et al.* 2014  
Muestra  $\beta$ -8.
- 29 *Diospyrospollenites ovalis* (Tarasevich 1980) Skawińska en Ziemińska-Tworzydło *et al.* 1994  
Muestra A-3.
- 30-31 Tipo *Maytenus*  
Muestra A-8.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.



# LÁMINA 19



20  $\mu\text{m}$  —————

## LÁMINA 20

- 1-4 ***Lythraceapollenites bavaricus*** Thiele-Pfeiffer 1980  
Fig 1: muestra  $\delta$ -5 (SEM); figs. 2-3: muestra F-1; fig. 4: muestra F-2.
- 5-7 ***Cornaceaepollis*** sp. 2  
Muestra A-1.
- 8-11 ***Cornaceaepollis*** sp. 1  
Figs. 8-9: muestra A-3; figs. 10-11: muestra D-2.
- 12 ***Cornaceaepollis satzveyensis*** (Pflug en Thomson & Pflug 1953) Ziemińska-Tworzydło en Ziemińska-Tworzydło *et al.* 1994 ex Jansonius, Hills & Hartkopf-Fröder 1998  
Muestra E-5.
- 13-17 ***Tricolporopollenites edmundi*** (Potonié 1931) Thomson & Pflug 1953  
Figs. 13-14: muestra H-1; figs. 15-16: muestra  $\epsilon$ -1; fig. 17: muestra  $\beta$ -4.
- 18-20 ***Araliaceoipollenites amplius*** Słodkowska en Stuchlik *et al.* 2014  
Figs. 18-19: muestra  $\beta$ -4; fig. 20: muestra B-1.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.



# LÁMINA 20



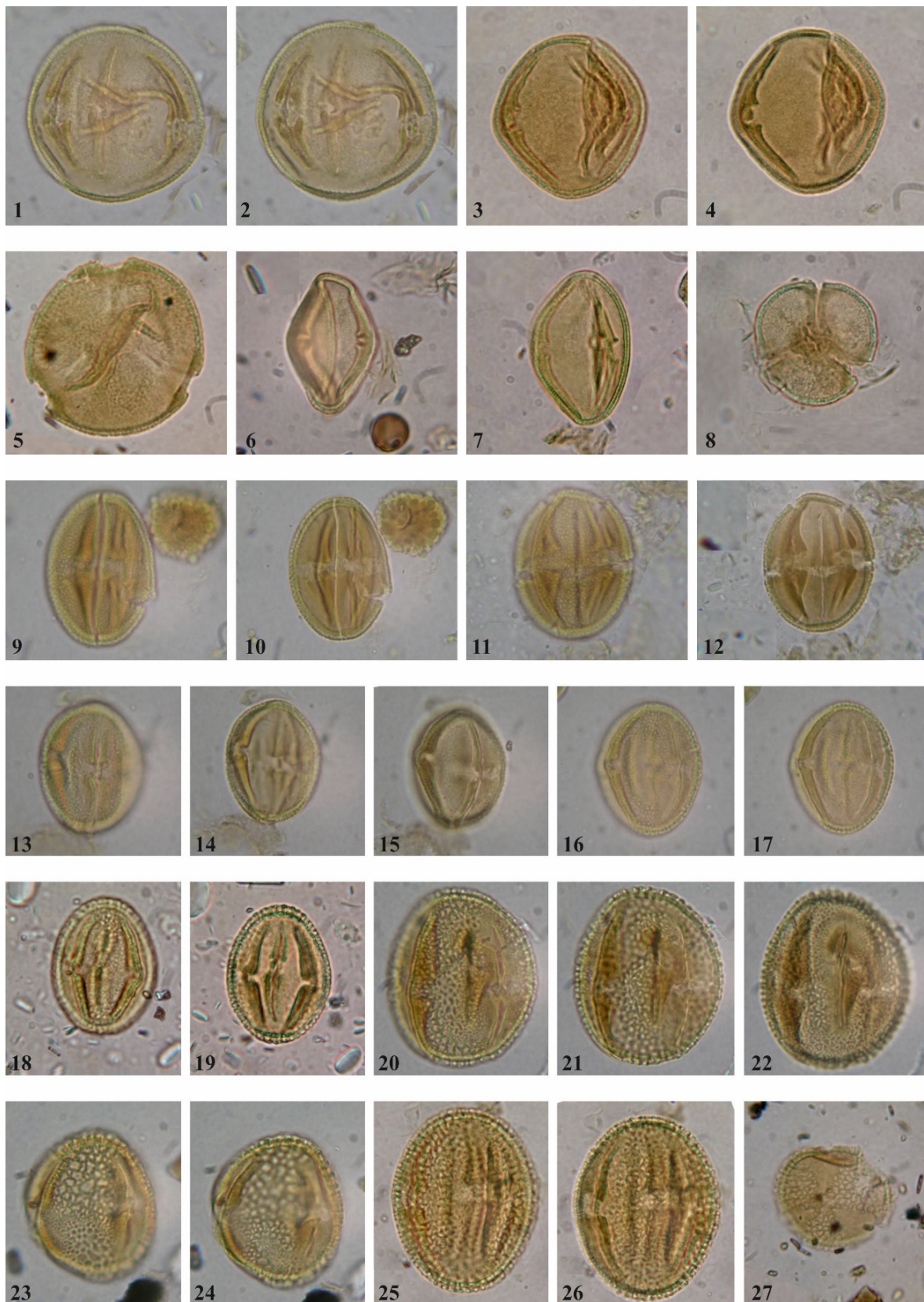
## LÁMINA 21

- 1-2, 5 *Nyssapollenites pseudocruciatus* (Potonié 1931) Thiergart 1938 ex Potonié 1960  
Figs. 1-2: muestra A-3; fig. 5: muestra A-7.
- 3-4 *Nyssapollenites accesorius* (Potonié 1934) Potonié 1951  
Muestra A $\alpha$ -1.
- 6-7 *Nyssapollenites contortus* (Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953) Nagy 1985  
Fig. 6: muestra A-8; fig. 7: muestra E-2.
- 8 Euphorbiaceae gen. et sp. indet.  
Muestra F-4.
- 9-12 *Scabratricolporites sapiimimus* Chateauneuf 1980  
Figs. 9-10: muestra A-5; figs. 11-12: muestra A-6.
- 13-19 *Araliaceoipollenites* cf. *euphorii* (Potonié 1931) Potonié 1951 ex Potonié 1960  
Figs. 13-15: muestra  $\beta$ -7; figs. 16-17: muestra A-5; figs. 18-19: muestra F-1.
- 20-26 *Araliaceoipollenites reticuloides* Thiele-Pfeiffer 1980  
Figs. 20-24: muestra  $\epsilon\phi$ -1; figs. 25-26: muestra C-1.
- 27 *Retitricolporites* cf. *irregularis* Van der Hammen & Wymstra 1964  
Muestra A-7.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.



# LÁMINA 21



20 μm

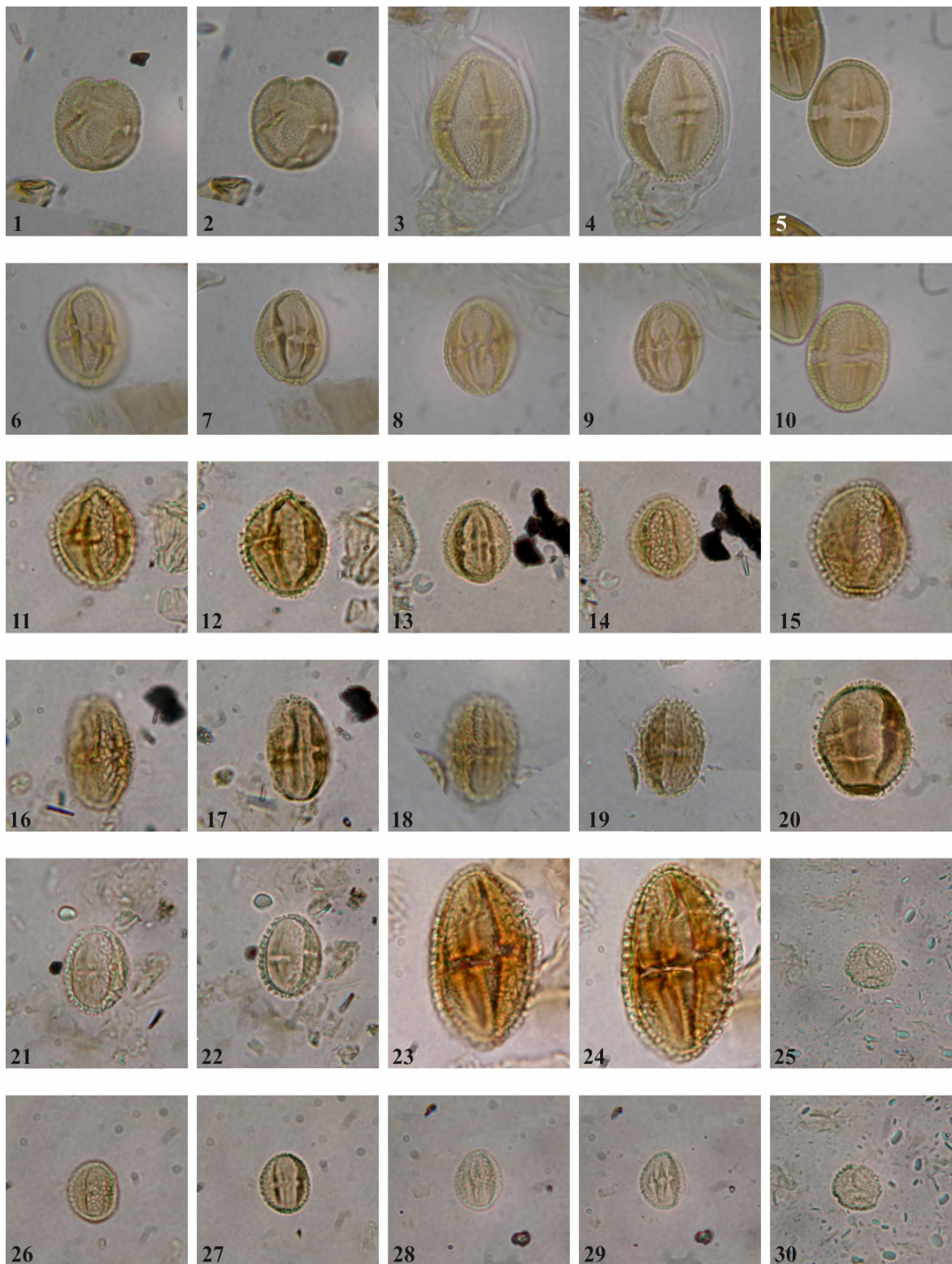


## LÁMINA 22

- 1-2 *Rutacearumpollenites komloensis* Nagy 1969  
Muestra εφ-3.
- 3-4 *Rutacearumpollenites pteleoides* Stuchlik en Stuchlik *et al.*, 2014  
Muestra A-8.
- 5, 10 *Rutacearumpollenites rutaceoides* Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło  
en Stuchlik *et al.*, 2014  
Muestra A-3.
- 6-9 *Rutacearumpollenites* sp. 1  
Figs. 6-7: muestra B-1; figs. 8-9: muestra A-3.
- 11-15, 20 *Toddaliapollenites typicus* Thiele-Pfeiffer 1980  
Figs. 11-12: muestra E-3; figs. 13-14: muestra β-4; figs. 15, 20: muestra I-2.
- 16-19, 21-22 *Toddaliapollenites* sp. 1  
Figs. 16-17: muestra DC-2; figs. 18-19: muestra H-8; figs. 21-22: muestra L-2.
- 23-24 *Rutacearumpollenites* sp. 2  
Muestra DC-3.
- 25-30 *Tricolporopollenites* cf. *deliberatus* Durska en Stuchlik *et al.* 2014  
Figs. 25, 30: muestra G-1; figs. 26-27: muestra DC-1; figs. 28-29: muestra I-2.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.

# LÁMINA 22



20 μm

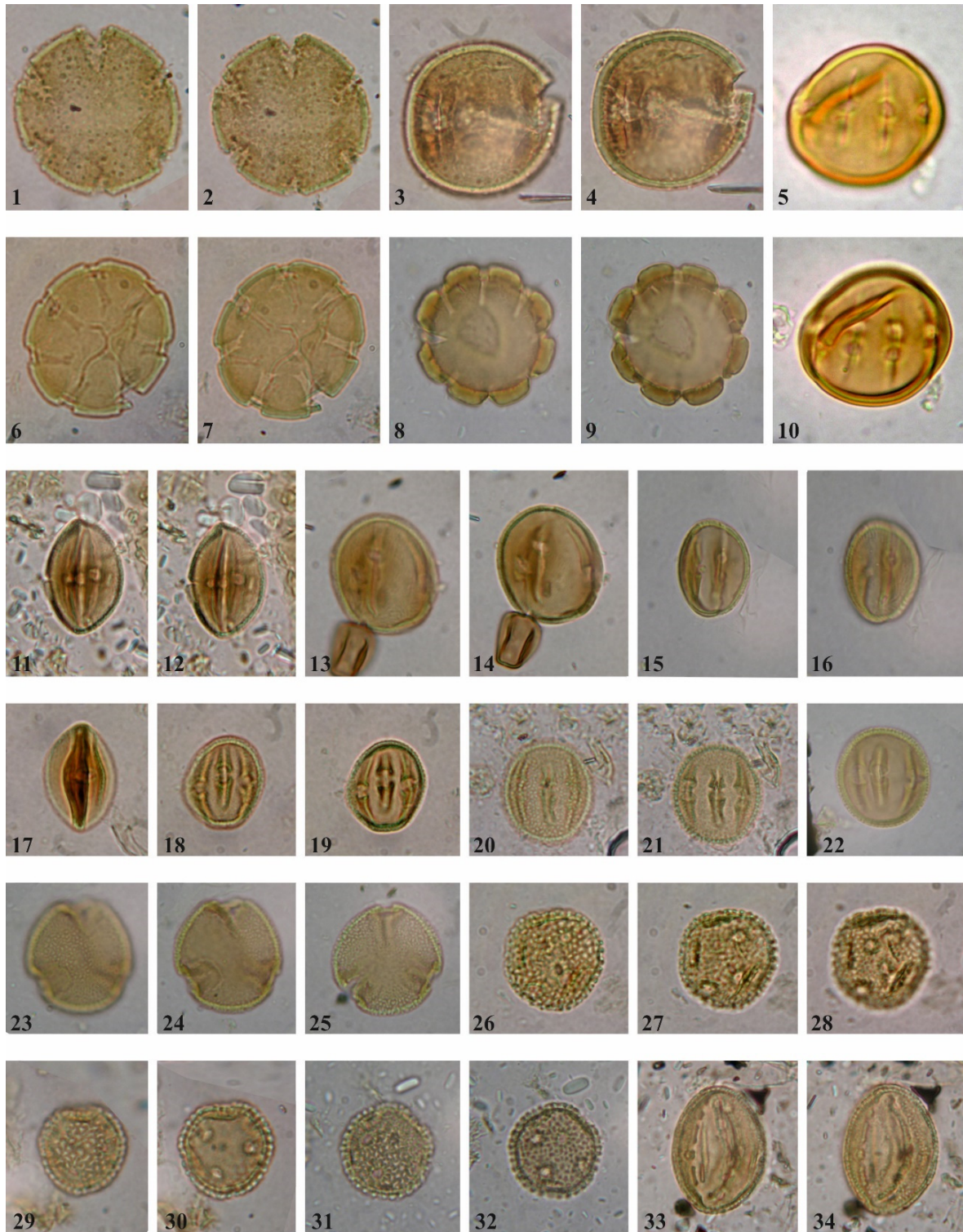
## LÁMINA 23

- 1-4 *Stephanocolporites* sp. 1  
Figs. 1-2: muestra A-7; figs. 3-4: muestra F-3.
- 5-10 *Polycolpites helmstedtensis* Krutzsch 1969  
Figs. 5, 10: muestra F-4; figs. 6-7: muestra E-3; figs. 8-9: muestra H-11.
- 11-17 *Tricolporopollenites* sp. 2  
Figs. 11-12: muestra I-1; figs. 13-14: muestra A-7; figs. 15-16: muestra A-8, fig. 17: muestra H-2.
- 18-25 *Tricolporopollenites crassiexinus* Krutzsch & Vanhoorne 1977  
Figs. 18-19: muestra H-2; figs. 20-21: muestra C-1; fig. 22: muestra A-5; figs. 23-24: muestra C-B; fig. 25: muestra I-4.
- 26-32 *Pseudospinaepollis pseudospinosus* Krutzsch 1966  
Figs. 26-28: muestra E-2; figs. 29-30: muestra F-2; figs. 31-32: muestra H-8.
- 33-34 *Nagyipollis* sp. 2  
Muestra  $\beta$ -3.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.



# LÁMINA 23



20 μm —————

## LÁMINA 24

- 1-5 *Buxapollis buxoides* Krutzsch 1966  
Figs. 1-2: muestra A-7; figs. 3-4: muestra E-3; fig. 5: muestra L-4.
- 6-8 *Nagyipollis* sp. 1  
Muestra L-2.
- 9-11 Tipo *Distylium*  
Muestra A $\alpha$ -3.
- 12, 16 *Periporopollenites orientalisformis* (Nagy 1969) Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło en Stuchlik *et al.* 2009  
Muestra E-2.
- 13-15, 17-20 *Eucommiapollis* sp. 1  
Figs. 13-14: muestra F-2; fig. 15: muestra A-7; figs. 17-18: muestra F-1; figs. 19-20: muestra E-5.
- 21-26 *Eucommiapollis* aff. *minor* Menke 1976  
Fig. 21: muestra  $\delta$ -5; fig. 22: muestra  $\delta$ -2; figs. 23-24: muestra A-3; figs. 25-26: muestra E-6.
- 27-28 *Tricolporopollenites fallax* (Potonié 1934) Krutzsch en Krutzsch, Pchalek & Spiegler 1960  
Muestra H-4.
- 29-30 *Tricolporopollenites liblarensis* (Thomson en Potonié, Thomson & Thiergart 1950) Hochuli 1978  
Muestra  $\beta$ -7.
- 31-32 *Tricolporopollenites quisqualis* (Potonié 1934) Krutzsch 1954  
Muestra C-B.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.



# LÁMINA 24



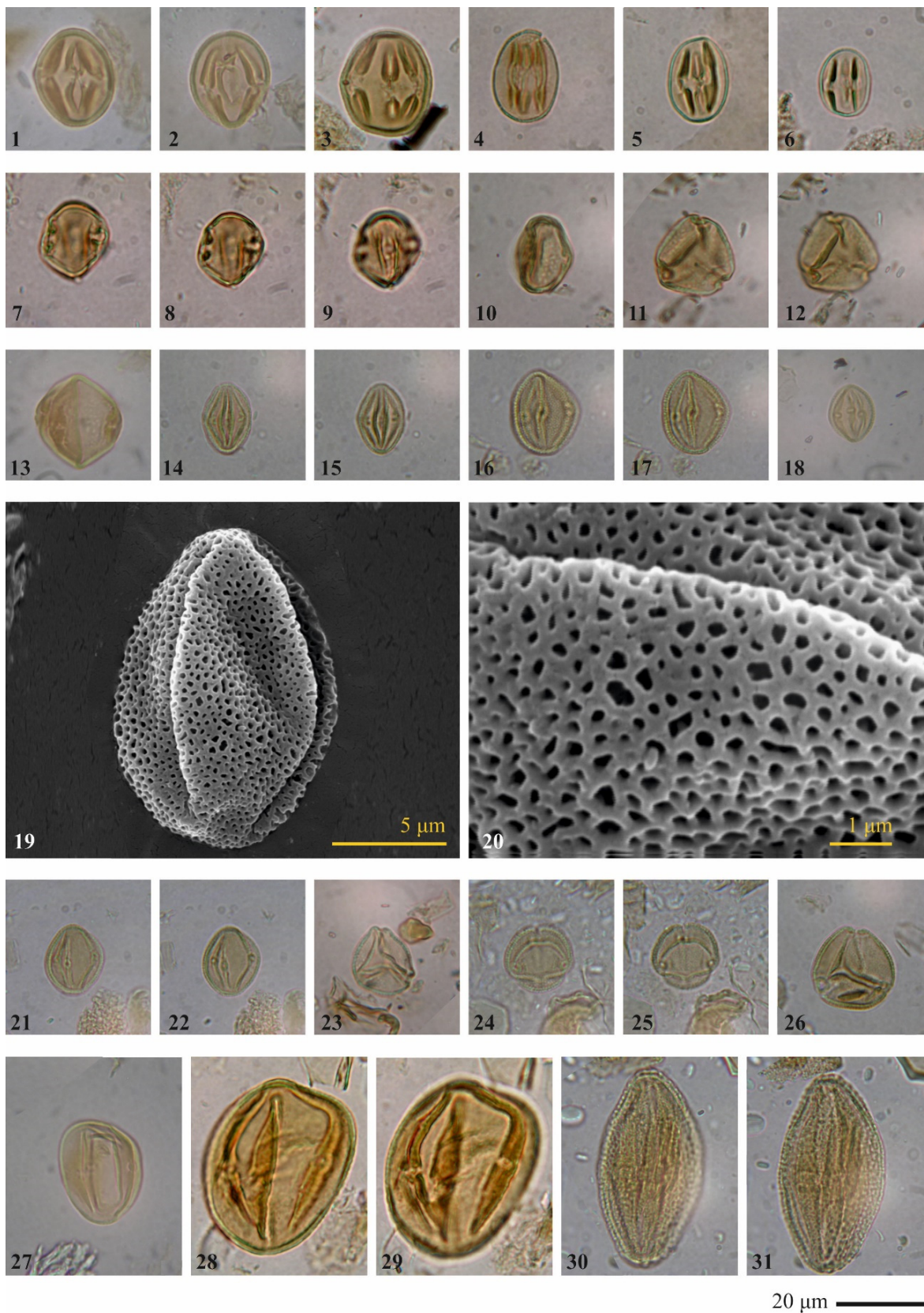
## LÁMINA 25

- 1-3 *Tricolporopollenites* sp. 4  
Fig. 1: muestra A-3; fig. 2: muestra H-9; fig. 3: muestra A-7.
- 4-6 *Tricolporopollenites* sp. 5
- 7-13 *Rhamnaceaepollenites triquetrus* Thiele-Pfeiffer 1980  
Figs. 7-9: muestra DC-3; figs. 10-12: muestra F-2; fig. 13: muestra DC-1.
- 14-26 *Vitispollenites tener* Thiele-Pfeiffer 1980  
Figs. 14-17: muestra  $\alpha$ -3; fig. 18: muestra  $\phi$ -4; figs. 19-20: muestra  $\beta$ -10 (SEM); figs. 21-22: muestra  $\phi$ -5; figs. 23, 26: muestra F-2; figs. 24-25: muestra E-3.
- 27 *Vitispollenites* sp. 1  
Muestra B-A.
- 28-29 *Vitispollenites* sp. 2  
Muestra H-2.
- 30-31 *Parthenopollenites marcodurensis* (Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953)  
Traverse 1994  
Muestra  $\alpha$ -5.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.



# LÁMINA 25



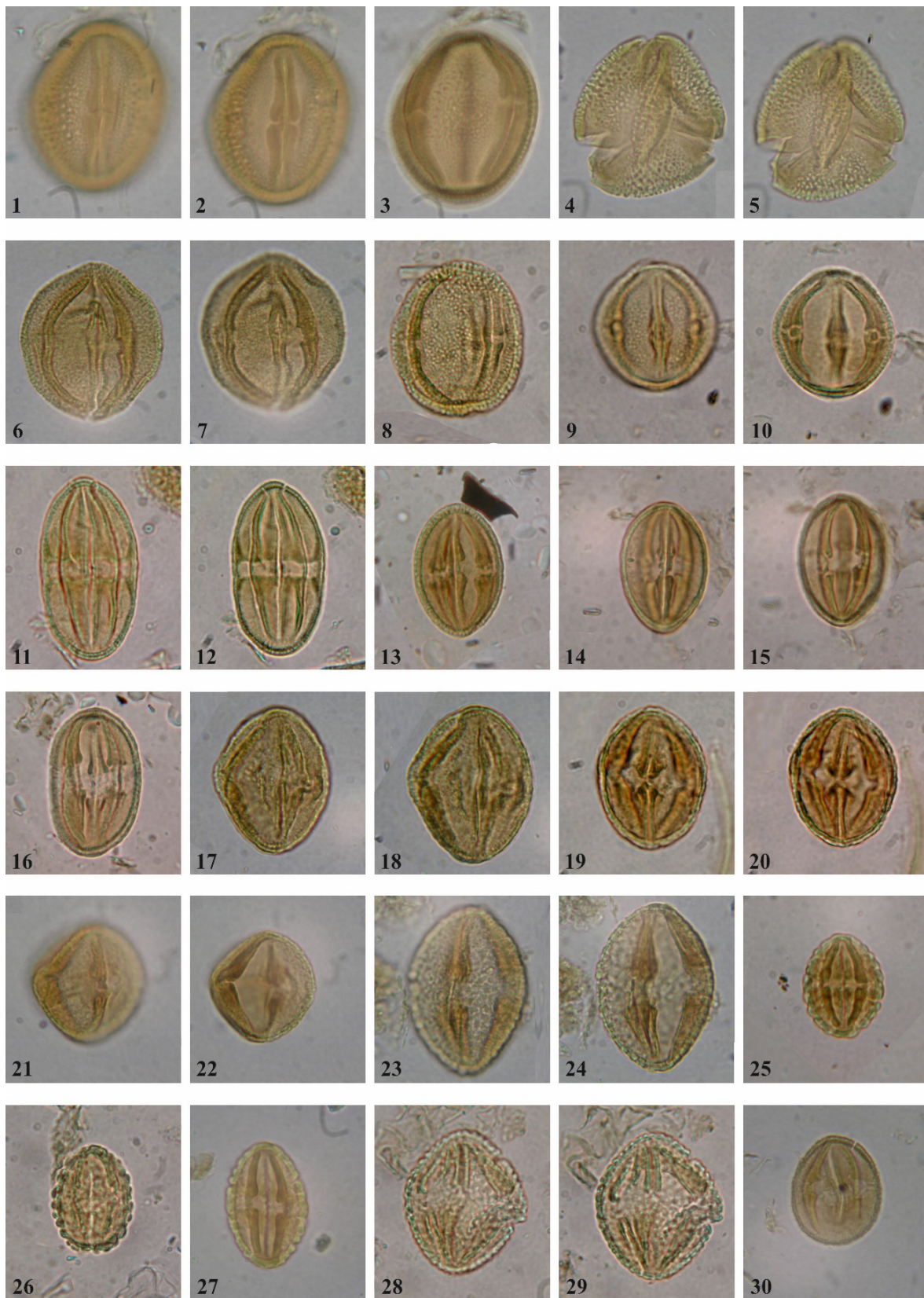


## LÁMINA 26

- 1-5 *Parthenopollenites formosus* (Mamczar 1960) Worobiec en Stuchlik *et al.* 2014  
Figs. 1-3: muestra DC-3; figs. 4-5: muestra A-8.
- 6-10 *Parthenopollenites neshobensis* (Traverse 1955) Traverse 1994  
Figs. 6-7: muestra εφ-3; fig. 8: muestra DC-1; figs. 9-10: muestra H-2.
- 11-12 *Umbelliferoipollenites* cf. *tenuis* Nagy 1985  
Muestra E-1.
- 13-16 *Tricolporopollenites* sp. 1  
Fig. 13: muestra A-7; figs. 14-15: muestra A-8; fig. 16: muestra β-3.
- 17-22 *Tricolporopollenites pseudocingulum* (Potonié 1931) Thomson & Pflug 1953  
Figs. 17-18: muestra εφ-2; figs. 19-20: muestra DC-1; figs. 21-22: muestra C-B.
- 23-24, 28-29 *Verrutricolporites theacoides* Roche & Schuler 1976  
Figs. 23-24: muestra H-8; figs. 28-29: muestra L-2.
- 25-27 *Verrutricolporites irregularis* Roche & Schuler 1976  
Fig. 25: muestra A-7; fig. 26: muestra F-4; fig. 27: muestra C-5.
- 30 *Quercopollenites rubroides* Kohlman-Adamska & Ziemińska-Tworzydło en Stuchlik *et al.* 2014  
Muestra A-6.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.

# LÁMINA 26



20  $\mu$ m

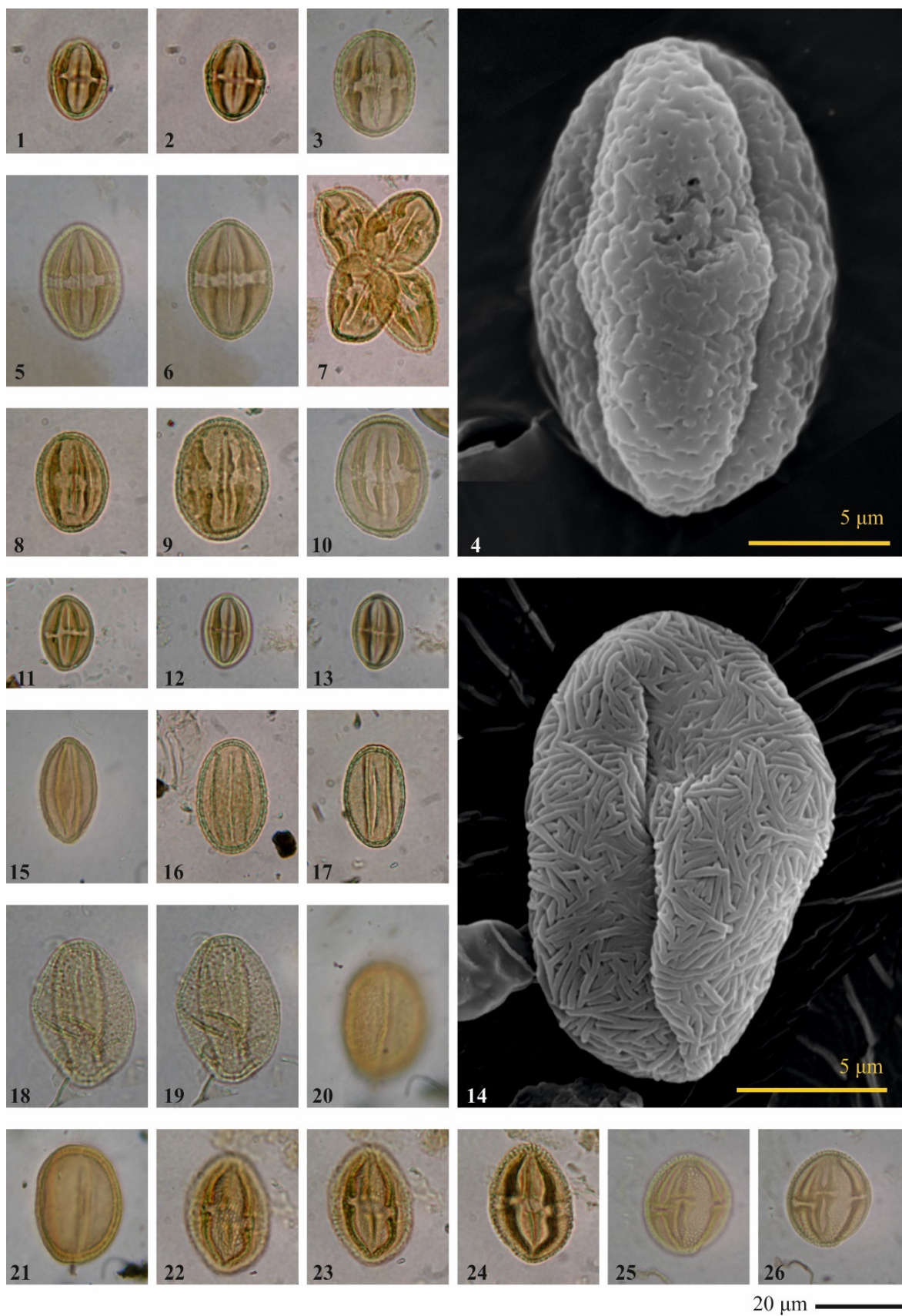
## LÁMINA 27

- 1-7 *Tricolporopollenites villensis* (Thomson en Potonié, Thomson & Thiergart 1950)  
Thomson & Pflug 1953  
Figs. 1-2: muestra DC-1; fig. 3: muestra G-2; fig. 4: muestra H-8 (SEM); figs. 5-6:  
muestra B-1; fig. 7: muestra E-3 (tétrada).
- 8-10 *Tricolporopollenites dolium* (Potonié 1931) Thomson & Pflug 1953  
Fig. 8: muestra A $\alpha$ -1; fig. 9: muestra  $\beta$ -4; fig. 10: muestra A-8.
- 11-14 *Cupuliferoipollenites oviformis* (Potonié 1934) Potonié 1951 ex Potonié 1960  
Fig. 11: muestra A-7; figs. 12-13: muestra H-8; fig. 14: muestra A-4 (SEM).
- 15-17 *Quercoidites microhenrici* (Potonié 1931) Potonié, Thomson & Thiergart 1950 ex  
Potonié 1960  
Fig. 15: muestra  $\beta$ -6; fig. 16: muestra  $\beta$ -7; fig. 17: muestra  $\delta$ -5.
- 18-19 Ranunculaceae gen. et sp. indet. 1  
Muestra  $\alpha$ -4.
- 20-21 *Quercopollenites granulatus* Nagy 1969  
Muestra  $\beta$ -6.
- 22-24 *Rhuspollenites striaticus* Grabowska en Stuchlik *et al.* 2014  
Muestra A $\alpha$ -1.
- 25-26 *Rhuspollenites* sp. 1  
Muestra A-3.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.



# LÁMINA 27



## LÁMINA 28

- 1-4 *Tricolporopollenites rosacearum* Durska en Stuchlik *et al.* 2014  
Figs. 1-2: muestra H-4; figs. 3-4: muestra H-1.
- 5-8 Rosaceae gen. et sp. indet. 1  
Fig. 5: muestra A $\alpha$ -2; fig. 6: muestra  $\delta$ -5; fig. 7: muestra F-2; fig. 8: muestra E-2.
- 9-10 Rosaceae gen et sp. indet. 2  
Muestra  $\beta$ -8.
- 11-12 Tipo *Polygonum*  
Muestra  $\varepsilon\phi$ -1.
- 13-15 *Salixipollenites capreaformis* Planderová 1990  
Muestra C-B.
- 16-18 Aff. *Tetracentracearumpollenites minimus* Nagy 1969  
Muestra  $\beta$ -7.
- 19-24 *Caprifoliipites sambucoides* Nagy 1969  
Figs. 19-21: muestra A-1; figs. 22-24: muestra  $\beta$ -10.
- 25-26 *Cistacearumpollenites rotundus* Nagy 1969  
Muestra  $\beta$ -3.
- 27-28 *Tricolporopollenites spinus* Krutzsch 1962  
Muestra  $\beta$ -3.
- 29, 34 *Tricolporopollenites striatoreticulatus* Krutzsch 1962  
Muestra DC-1.
- 30-33 *Tricolpopollenites* sp. 1  
Figs. 35-36: muestra  $\beta$ -10; fig. 37: muestra  $\delta$ -5; fig. 38: muestra  $\phi$ -3.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.



# LÁMINA 28



20  $\mu$ m —————

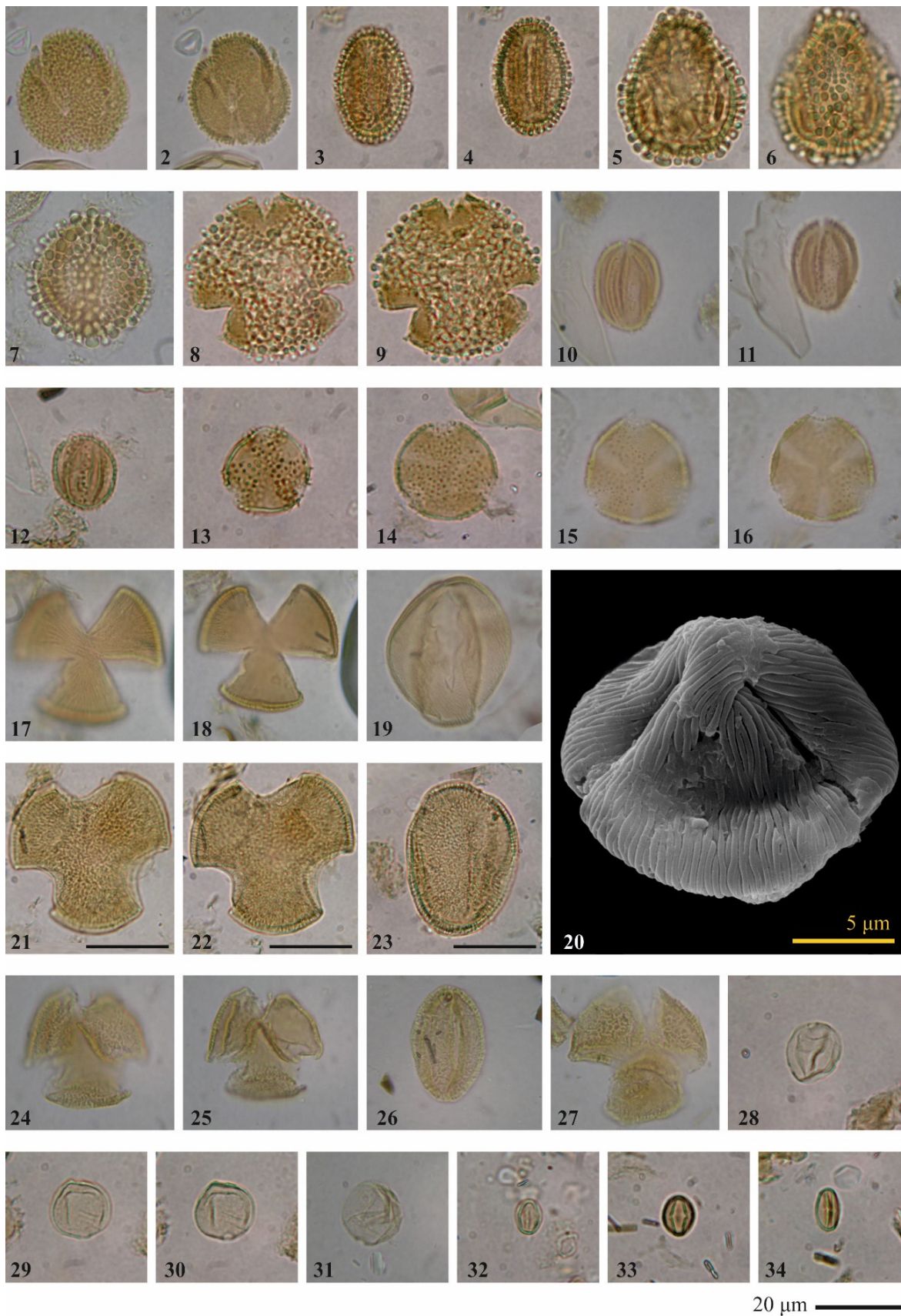
## LÁMINA 29

- 1-2 *Ilexpollenites propinquus* (Potonié 1934) Potonié 1960  
Muestra A-6.
- 3-4 *Ilexpollenites margaritatus* (Potonié 1931) Thiergart 1938  
Muestra δ-5.
- 5-9 *Ilexpollenites iliacus* (Potonié 1931) Thiergart 1938 ex Potonié 1960  
Figs. 5-6: muestra E-5; fig. 7: muestra H-8; figs. 8-9: muestra E-3.
- 10-16 *Spinulaepollis arceuthobioides* Krutzsch 1962  
Figs. 10-11: muestra C-5; fig. 12: muestra β-7; fig. 13: muestra E-1; fig. 14: muestra E-2; figs. 15-16: muestra DC-2.
- 17-20 *Aceripollenites striatus* (Pflug 1959) Thiele-Pfeiffer 1980  
Figs. 17-18: muestra C-B; fig. 19: muestra β-γ; fig. 20: muestra φ-4 (SEM).
- 21-23 *Perforicarpites digitatus* González-Guzmán 1967  
Figs. 21-22: muestra Aα-2; fig. 23: muestra F-4.
- 24-27 *Tricolpopollenites* sp. 2  
Muestra β-8.
- 28-31 *Tripoporopollenites urticoides* Nagy 1969  
Fig. 28: muestra Aα-3; figs. 29-30: muestra Aα-1; fig. 31: muestra C-B.
- 32-34 *Tricolporopollenites* sp. 6  
Fig. 32: muestra β-4; fig. 33: muestra DC-2; fig. 34: muestra α-1.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías excepto aquellas que tienen escala propia. En estos casos la escala representa igualmente 20 µm.



# LÁMINA 29



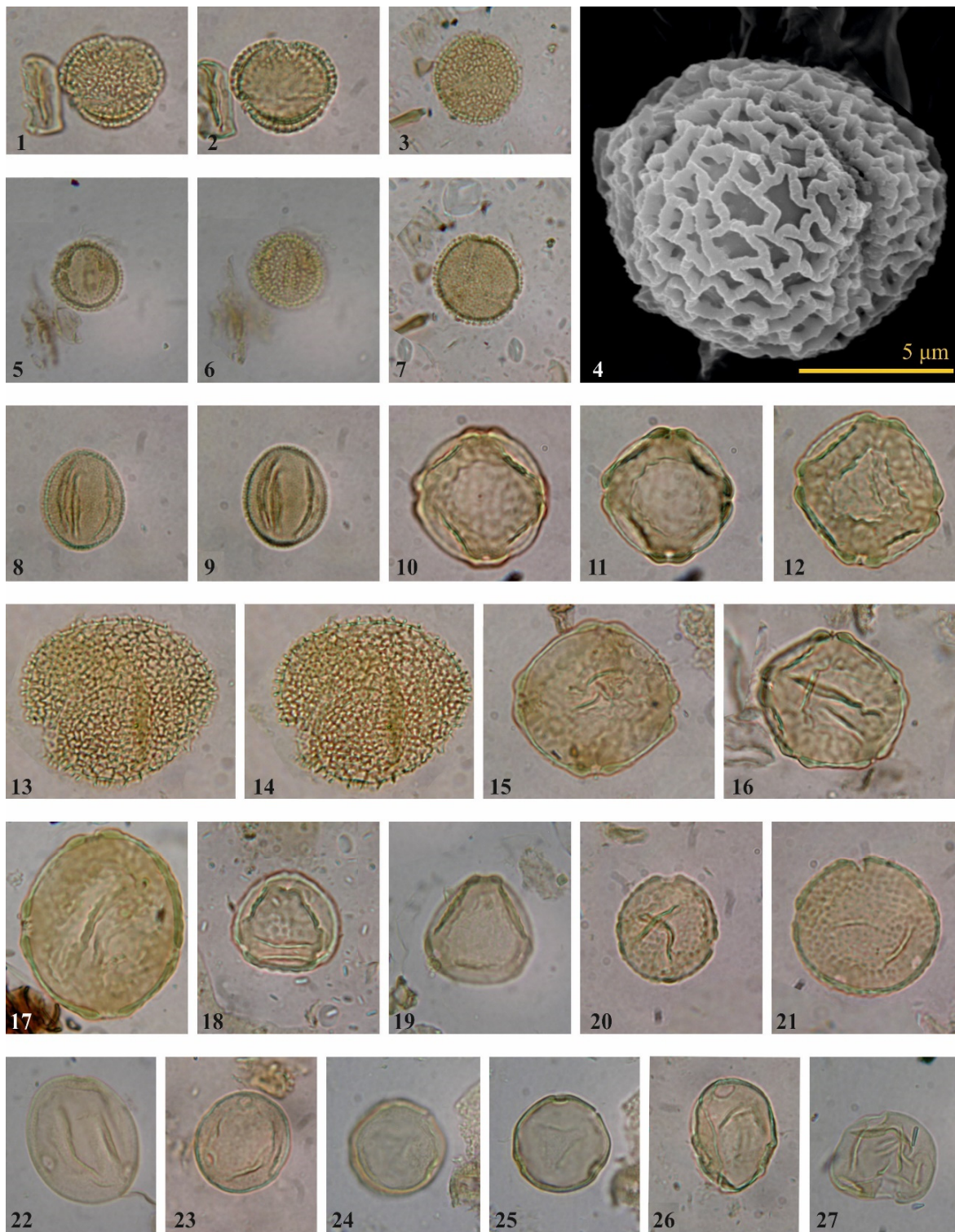


## LÁMINA 30

- 1-7 ***Oleoidearumpollenites reticulatus*** Nagy 1969  
Figs. 1-2: muestra H-3; figs. 3-7: muestra H-7; fig. 4: muestra H-8 (SEM); figs. 5-6: muestra G-2.
- 8-9 ***Fraxinipollis* aff. *oblatus*** Słodkowska en Stuchlik *et al.* 2014  
Muestra  $\beta$ -7.
- 10-12 ***Zelkovaepollenites thiergartii*** Nagy 1969  
Muestra DC-3.
- 13-14 ***Oleoidearumpollenites macroreticulatus*** Słodkowska en Stuchlik *et al.* 2014  
Muestra I-4.
- 15-16 ***Ulmipollenites undulosus*** Wolff 1934  
Fig. 15: muestra A $\alpha$ -2; fig. 16: muestra D-2.
- 17 ***Ulmipollenites maculosus*** Nagy 1969  
Muestra A-7.
- 18-19 ***Ulmipollenites tricostatus*** (Anderson 1960) Frederiksen 1980  
Fig. 18: muestra I-1; fig. 19: muestra F-4.
- 20-21 ***Ulmipollenites stillatus*** Nagy 1969  
Fig. 20: muestra E-2; fig. 21: muestra E-1.
- 22-23 ***Celtipollenites* cf. *intrastructurus*** (Krutzsch & Vanhoorne 1977) Thiele-Pfeiffer 1980  
Fig. 22: muestra A-1; fig. 23: muestra D-2.
- 24-25 ***Celtipollenites* cf. *komloensis*** Nagy 1969  
Muestra H-8.
- 26-27 ***Celtipollenites* sp. 1**  
Fig. 26: muestra G-1; fig. 27: muestra  $\varepsilon\phi$ -3.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías.

# LÁMINA 30



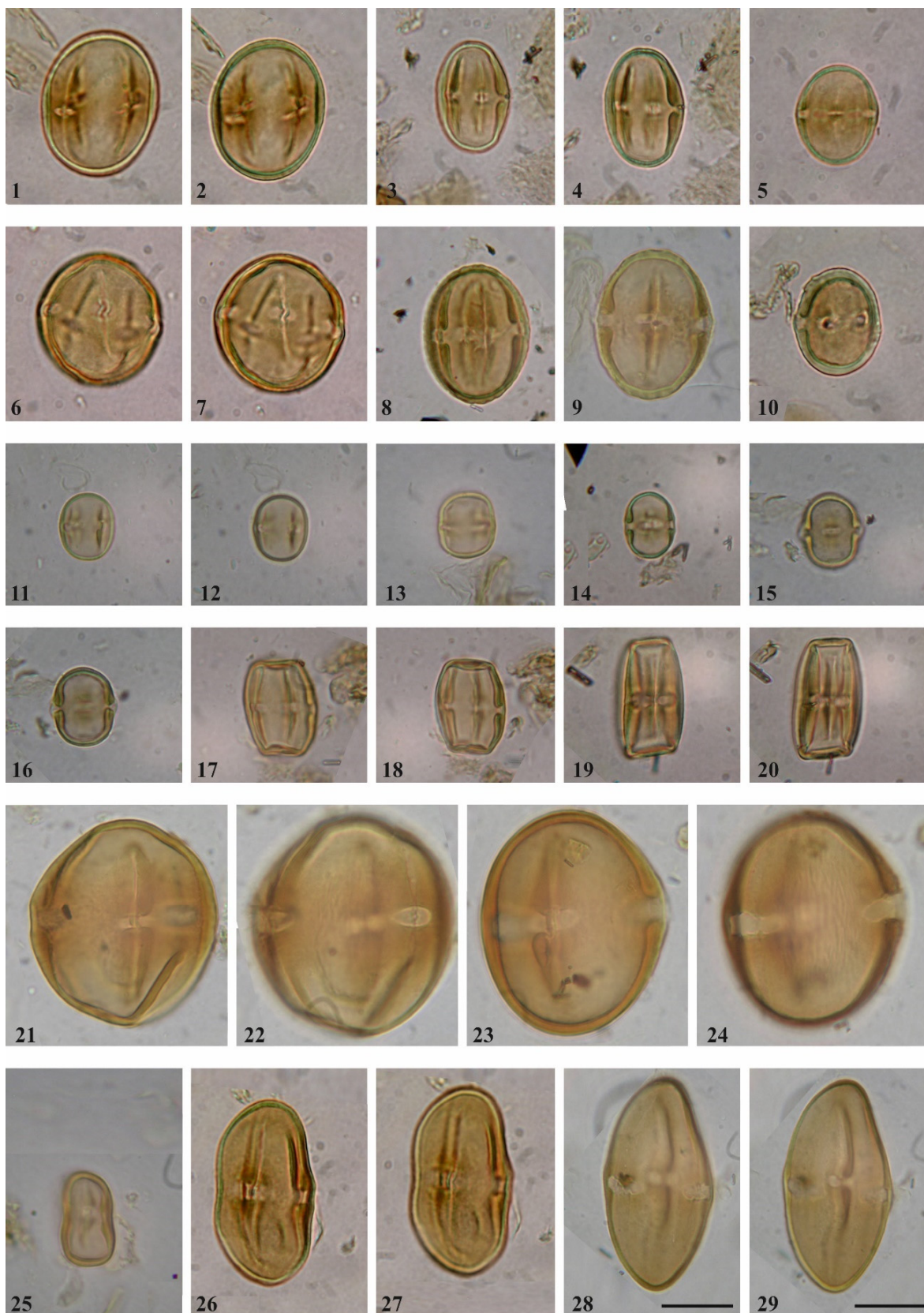
## LÁMINA 31

- 1-2 *Sapotaceoidapollenites obscurus* (Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953) Nagy 1969  
Muestra H-2.
- 3-4 *Sapotaceoidapollenites manifestus* (Potonié 1931) Potonié, Thomson & Thiergart 1950 ex Potonié 1960  
Muestra C-1.
- 5, 10 *Sapotaceoidapollenites* cf. *microellipsus* (Pflug en Thomson & Pflug 1953) Nagy 1985  
Fig. 5: muestra E-2; fig. 10: muestra I-3.
- 6-7 *Sapotaceoidapollenites rotundus* Nagy 1969  
Muestra E-1.
- 8-9 *Tetracolporopollenites sapotoides* Pflug & Thomson en Thomson & Pflug 1953  
Fig. 8: muestra A-7; fig. 9: muestra A-3.
- 11-16 *Tetracolporopollenites* cf. *boureaui* Gruas-Cavagnetto 1973  
Figs. 11-12: muestra H-9; fig. 13: muestra A-3; fig. 14: muestra F-2; figs. 15-16: muestra H-8.
- 17-20 *Meliaceoidites* cf. *angustiporatus* Durska en Stuchlik *et al.* 2014  
Figs. 17-18: muestra  $\beta$ -2; figs. 19-20: muestra F-3.
- 21-24 *Sapotaceoidapollenites*? sp. 1  
Figs. 21-22: muestra A-6; figs. 23-24: muestra A-1.
- 25 *Sapotaceoidapollenites abditus* (Pflug en Thomson & Pflug 1953) Nagy 1969  
Muestra C-5.
- 26-27 *Sapotaceoidapollenites manifestus* (Potonié 1931) Potonié, Thomson & Thiergart 1950  
Muestra E-6.
- 28-29 *Tricolporopollenites* sp. 3  
Muestra A-1.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías excepto aquellas que tienen escala propia. En estos casos la escala representa igualmente 20  $\mu\text{m}$ .



# LÁMINA 31



20  $\mu$ m

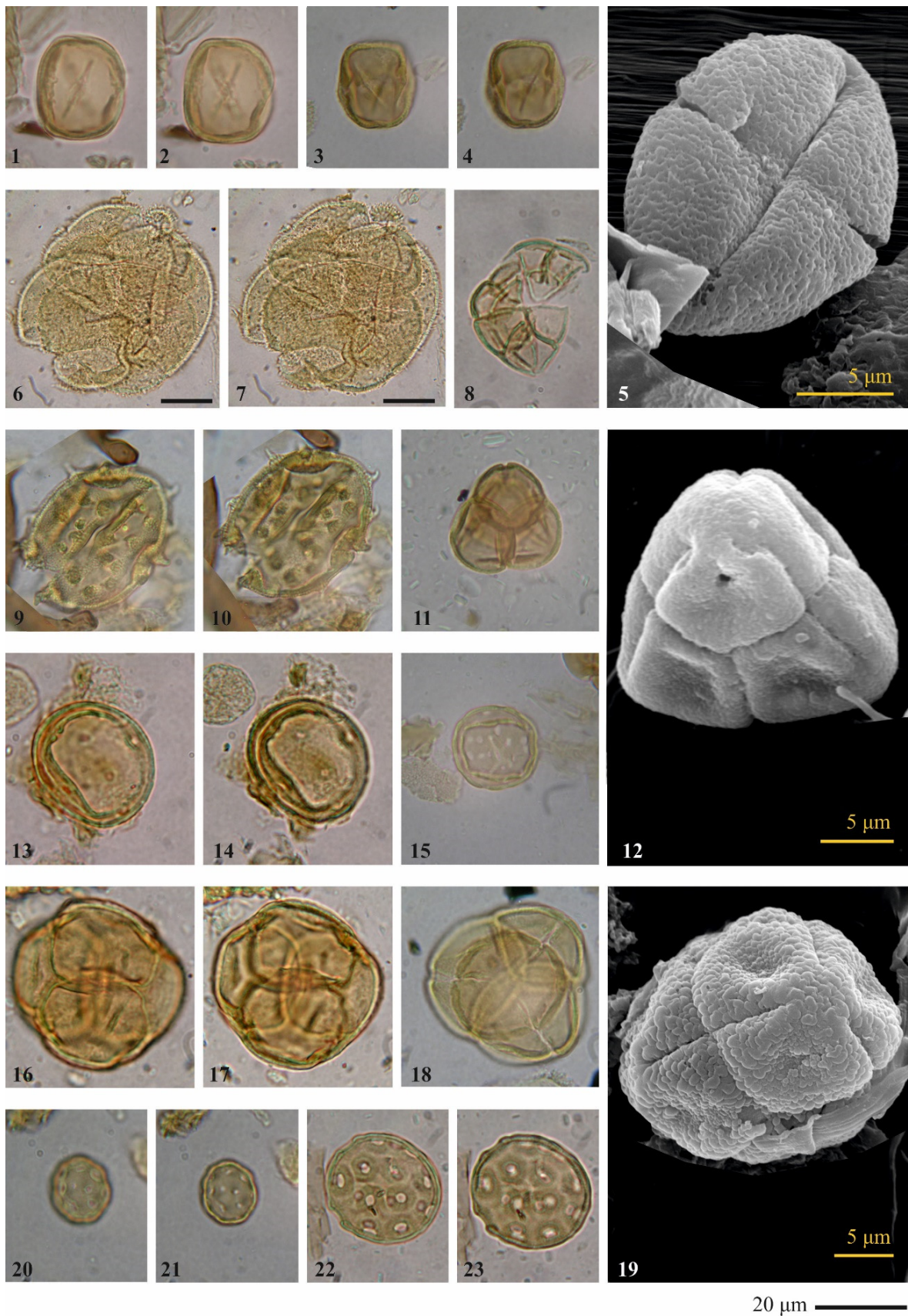
## LÁMINA 32

- 1-5 ***Oligopollis andreas*** (Bruch 1998) Durska en Stuchlik *et al.* 2014  
Figs. 1-2: muestra A-4; figs. 3-4: muestra A-5; fig. 5: muestra A-8 (SEM).
- 6-7 ***Droseridites*** sp. 1  
Muestra J-1.
- 8 ***Polyadopollenites*** aff. ***pflugii*** Cavagnetto & Guinet 1994  
Muestra G-2.
- 9-10 ***Tubulifloridites macroechinatus*** (Trevisan 1967) Nagy 1985  
Muestra H-11.
- 11-12 ***Ericipites callidus*** (Potonié 1931) Krutzsch 1970  
Fig. 11: muestra C-B; fig. 12: muestra G-2 (SEM).
- 13-14 ***Plantaginacearumpollenites*** cf. ***miocaenicus*** Nagy 1963  
Muestra E-1.
- 15 ***Chenopodipollis multiplex*** (Weyland & Pflug 1957) Krutzsch 1966  
Muestra A-5.
- 16-19 ***Ericipites ericius*** (Potonié 1931) Potonié 1960  
Figs. 16-17: muestra  $\beta$ -4; fig. 18: muestra  $\phi$ -1; fig. 19: muestra E-5 (SEM).
- 20-21 ***Chenopodipollis*** sp. 1  
Muestra  $\alpha$ -3.
- 22-23 ***Chenopodipollis*** sp. 2  
Muestra DC-2.

La escala gráfica de la parte inferior derecha de la lámina es aplicable a todas las microfotografías excepto aquellas que tienen escala propia. En estos casos la escala representa igualmente 20  $\mu$ m.



# LÁMINA 32





## Apéndice 1

Correspondencia entre el número de muestra y su nombre en las figuras 2.11 y 6.20.

1	L-1	43	E-4	85	$\beta$ -10
2	L-2	44	E-5	86	$\beta$ -11
3	L-3	45	E-6	87	$\beta$ -12
4	L-4	46	D-1	88	$\beta$ - $\gamma$
5	K-1	47	D-2	89	$\gamma$ -1
6	K-2	48	DC-1	90	$\delta$ -1
7	K-3	49	DC-2	91	$\delta$ -2
8	K-4	50	DC-3	92	$\delta$ -3
9	K-5	51	DC-4	93	$\delta$ -4
10	J-1	52	C-1	94	$\delta$ -5
11	J-2	53	C-2	95	$\delta$ -6
12	J-3	54	C-3	96	$\delta$ -7
13	J-4	55	C-4	97	$\delta$ - $\epsilon$
14	J-5	56	C-5	98	$\epsilon$ -1
15	J-6	57	C-B	99	$\epsilon\phi$ -1
16	I-1	58	B-1	100	$\epsilon\phi$ -2
17	I-2	59	B-A	101	$\epsilon\phi$ -3
18	I-3	60	A-1	102	$\epsilon\phi$ -4
19	I-4	61	A-2	103	$\phi$ -1
20	I-5	62	A-3	104	$\phi$ -2
21	H-1	63	A-4	105	$\phi$ -3
22	H-2	64	A-5	106	$\phi$ -4
23	H-3	65	A-6	107	$\phi$ -5
24	H-4	66	A-7		
25	H-5	67	A-8		
26	H-6	68	A $\alpha$ -1		
27	H-7	69	A $\alpha$ -2		
28	H-8	70	A $\alpha$ -3		
29	H-9	71	$\alpha$ -1		
30	H-10	72	$\alpha$ -2		
31	H-11	73	$\alpha$ -3		
32	H-G	74	$\alpha$ -4		
33	G-1	75	$\alpha$ -5		
34	G-2	76	$\beta$ -1		
35	G-F	77	$\beta$ -2		
36	F-1	78	$\beta$ -3		
37	F-2	79	$\beta$ -4		
38	F-3	80	$\beta$ -5		
39	F-4	81	$\beta$ -6		
40	E-1	82	$\beta$ -7		
41	E-2	83	$\beta$ -8		
42	E-3	84	$\beta$ -9		





## Apéndice 2

Listado de especies identificadas en el que se indica el tipo de transporte hasta la zona de sedimentación (L: local; R: extralocal y/o regional), el hábito (H: herbáceo; A: arbóreo; S: arbustivo; I: incierto), la estrategia foliar (P: perennifolia; C: caducifolia; I: incierta) y la geoflora de origen (P: paleotropical; A: Arctoterciario; U: plurirregional; I: incierto).

Taxón	Transp.	Hábito	Hoja	Geoflora
<i>Anthocerisporis bohemius</i>	L	H	-	U
<i>Baculatisporites</i> spp.	L	H	-	U
<i>Camarozonosporites</i> cf. <i>minoris</i>	L	H	-	P
<i>Camarozonosporites</i> spp.	L	H	-	P
<i>Cicatricosisporites</i> sp. 1	L	H	-	P
<i>Concavisporites hungaricus</i>	L	H	-	P
<i>Concavisporites minimus</i>	L	H	-	P
<i>Concavisporites rugulatus</i>	L	H	-	P
<i>Concavisporites</i> spp.	L	H	-	P
<i>Corrugatisporites</i> spp.	L	H	-	U
<i>Distancoraesporis ancoris</i>	L	H	-	U
<i>Distverrusporites</i> sp. 1	L	H	-	U
<i>Echinatisporis clavatus</i>	L	H	-	P
<i>Echinatisporis cycloides</i>	L	H	-	U
<i>Echinatisporis miocenicus</i>	L	H	-	U
<i>Echinatisporis</i> sp. 1	L	H	-	U
<i>Echinatisporis</i> sp. 2	L	H	-	U
<i>Echinatisporis</i> spp.	L	H	-	U
<i>Favoisporites trifavus</i>	L	H	-	I
<i>Hamulatisporis rarus</i>	L	H	-	P
<i>Hydrosporites</i> <i>levis</i>	L	H	-	U
<i>Inundatisporis</i> cf. <i>granulus</i>	L	H	-	P
<i>Laevigatosporites</i> spp.	L	H	-	U
<i>Leiotriletes</i> spp.	L	H	-	P
<i>Leiotriletes apheles</i>	L	H	-	I
<i>Leiotriletes microlepidoides</i>	L	H	-	P
<i>Leiotriletes seidewitzensis</i>	L	H	-	I
<i>Lusatisporis</i> cf. <i>punctatus</i>	L	H	-	U
<i>Microfoveolatosporis ellipsoideus</i>	L	H	-	P
<i>Microfoveolatosporis neogranuloides</i>	L	H	-	P
<i>Monoleiotriletes</i> spp.	L	H	-	I
<i>Neogenisporis crassicus</i>	L	H	-	P
<i>Neogenisporis</i> fsp. 2 en Krutzsch 1962	L	H	-	P
<i>Ophioglossisporis rotundus</i>	L	H	-	U
<i>Polypodiaceoisporites lusaticus</i>	L	H	-	U
<i>Polypodiaceoisporites marxheimensis</i>	L	H	-	P
<i>Retitriletes</i> cf. <i>pseudoclavatus</i>	L	H	-	A
<i>Rudolphisporis rudolphi</i>	L	H	-	U

<i>Saxosporis</i> sp.	L	H	-	U
<i>Stereisporites cyclus</i>	L	H	-	U
<i>Stereisporites gracilioides</i>	L	H	-	U
<i>Stereisporites leipischensis</i>	L	H	-	U
<i>Stereisporites</i> cf. <i>megastereis</i>	L	H	-	U
<i>Stereisporites minor</i>	L	H	-	U
<i>Stereisporites steroides</i>	L	H	-	U
<i>Stereisporites welzowensis</i>	L	H	-	U
<i>Stereisporites</i> spp.	L	H	-	U
<i>Toroisporis</i> ? <i>pliocenicus</i>	L	H	-	P
<i>Toroisporis</i> cf. <i>stuchlikii</i>	L	H	-	P
<i>Toroisporis</i> sp. 1	L	H	-	P
<i>Undulatisporites</i> sp. 3 en Cavagnetto 2002	L	H	-	P
<i>Undulatisporites structuris</i>	L	H	-	P
<i>Verrucatosporites tenellis</i>	L	H	-	U
<i>Verrucatosporites</i> spp.	L	H	-	U
<i>Verrucingulatisporites granulatus</i>	L	H	-	U
<i>Verrucingulatisporites undulatus</i>	L	H	-	U
<i>Verrucingulatisporites</i> sp. 1	L	H	-	U
<i>Abiespollenites</i> cf. <i>maximus</i>	R	A	P	A
<i>Cathayapollis</i> spp.	R	A	P	I
<i>Cedripites</i> cf. <i>lusaticus</i>	R	A	P	U
<i>Cupressacites</i> spp.	L	A	P	U
<i>Cycadopites lusaticus</i>	R	S	P	P
<i>Cycadopites</i> sp. 1	R	S	P	P
? <i>Cycadopites</i> sp. 2	R	S	P	I
<i>Distachyapites bernheidensis</i>	R	S	P	A
<i>Distachyapites lusaticus</i>	R	S	P	A
<i>Inaperturopollenites</i> spp.	L	A	P	U
<i>Piceapollis praemarianus</i>	R	A	P	A
<i>Pinuspollenites</i> spp.	R	A	P	P
<i>Sciadopityspollenites serratus</i>	R	A	P	I
<i>Sequoiapollenites</i> spp.	R	A	P	A
<i>Zonalapollenites</i> spp.	R	A	P	U
<i>Aceripollenites striatus</i>	R	A	C	A
<i>Aglaoreidia pristina</i>	L	H	I	I
<i>Alnipollenites verus/metaplasma</i>	R	A	C	A
<i>Araliaceopollenites</i> cf. <i>euphorii</i>	R	S	P	P
<i>Araliaceopollenites reticuloides</i>	R	S	P	A
<i>Arecipites papillosus</i>	R	H	I	I
<i>Arecipites klettwitzensis</i>	R	A	P	I
<i>Arecipites longicolpatus</i>	R	A	P	I
<i>Arecipites symmetricus</i>	R	A	P	I
<i>Arecipites</i> spp.	R	A	P	I
<i>Basopollis periodus</i>	R	A	I	I
<i>Betulaepollenites/Trivetibulopollenites</i>	R	A	C	A
<i>Boehlensipollis</i> cf. <i>hohli</i>	R	I	I	I
<i>Bombacacidites isoreticulatus</i>	R	A	P	P
<i>Bombacacidites reticulatus</i>	R	A	P	P

<i>Buxapollis buxoides</i>	R	S	P	A
<i>Caprifoliipites sambucoides</i>	R	A	C	U
<i>Carpinipites carpinoides</i>	R	A	C	A
<i>Caryapollenites simplex</i>	R	A	C	A
<i>Celtipollenites</i> cf. <i>intrastructurus</i>	R	A	P/C	P
<i>Celtipollenites</i> cf. <i>komloensis</i>	R	A	P/C	A
<i>Celtipollenites</i> sp. 1	R	A	P/C	A
<i>Chenopodipollis multiplex</i>	L	H	P/C	U
<i>Chenopodipollis</i> sp. 1	L	H	P/C	U
<i>Chenopodipollis</i> sp. 2	L	H	P/C	U
<i>Chenopodipollis</i> spp.	L	H	P/C	U
<i>Cistacearumpollenites rotundus</i>	R	S	P	I
<i>Compositoipollenites minimus</i>	R	I	I	P
<i>Compositoipollenites rhizophorus</i>	R	I	I	P
<i>Cornaceaepollis</i> sp. 1	R	S	C	U
<i>Cornaceaepollis</i> sp. 2	R	S	C	U
<i>Corsinipollenites oculusnoctis</i>	L	H	C	U
<i>Corsinipollenites parvus</i>	L	H	C	U
<i>Corylopsispollenites</i> cf. <i>microreticulatus</i>	R	S	C	A
<i>Cupanieidites eucalyptoides</i>	R	A	P	P
<i>Cupanieidites orthoteichus</i>	R	A	P	P
<i>Cupuliferoipollenites oviformis</i>	R	A	P	U
<i>Cyperaceae neogenicus</i>	L	H	P	U
<i>Cyperaceae piriformis</i>	L	H	P	U
<i>Cyrillaceaepollenites brühlensis/megaexactus</i>	L	S	P	P
<i>Cyrillaceaepollenites exactus</i>	L	S	P	P
<i>Dicolpopollis</i> spp.	L	S	P	P
<i>Dicolporopollenites middendorffii</i>	R	I	I	I
<i>Diospyrospollenites ovalis</i>	R	A	P	P
Tipo <i>Disanthus</i>	R	S	C	U
Tipo <i>Distylium</i>	R	S	P/C	U
<i>Droseridites</i> sp. 1	L	H	C	U
Tipo <i>Embolanthera</i>	R	S	C	P
<i>Emmapollis major</i>	L	H	I	P
<i>Emmapollis</i> sp. 1	L	H	I	P
<i>Ericipites callidus</i>	L	S	P	A
<i>Ericipites ericius</i>	L	S	P	A
<i>Eucommiapollis</i> aff. <i>minor</i>	R	A	C	A
<i>Eucommiapollis</i> sp. 1	R	A	C	A
<i>Fraxinipollis</i> aff. <i>oblatus</i>	R	A	C	A
<i>Gothanipollis gothani</i>	R	I	P	U
<i>Gothanipollis</i> cf. <i>loranthoides</i>	R	I	P	U
<i>Gothanipollis raerius</i>	R	I	P	U
<i>Gothanipollis</i> sp. 1	R	I	P	U
<i>Graminidites</i> cf. <i>bambusoides</i>	L	H	I	U
<i>Graminidites crassiglobosus</i>	L	H	I	U
<i>Graminidites pseudogramineus</i>	L	H	I	U
<i>Graminidites</i> sp. 1	L	H	I	U
<i>Graminidites</i> spp.	L	H	I	U

<i>Ilexpollenites</i> spp.	R	A	P	U
<i>Interpollis</i> aff. <i>supplingensis</i>	R	A	I	I
<i>Interporopollenites elector</i>	R	A	I	I
<i>Intratriporopollenites polonicus</i>	R	A	C	I
Tipo <i>Lemna</i>	L	H	C	U
<i>Liliacidites crassissulcatus</i>	L	H	I	I
<i>Liliacidites</i> spp.	L	H	I	I
<i>Loniceraepollis gallwitzii</i>	R	S	C	U
<i>Loniceraepollis</i> sp. 1	R	S	C	U
<i>Lythraceapollenites bavaricus</i>	R	S	P	P
<i>Lythraceapollenites decodonensis</i>	L	S	P	A
<i>Lythraceapollenites striatus</i>	R	S	I	P
<i>Magnoliaepollenites</i> cf. <i>neogenicus</i>	R	A	P	U
Tipo <i>Maytenus</i>	R	S	P	U
Melastomataceae gen. et sp. indet.	R	I	P	P
<i>Meliaceoidites</i> cf. <i>angustiporatus</i>	R	I	I	I
<i>Momipites gracilis</i>	R	A	P/C	P
<i>Momipites punctatus</i>	R	A	P/C	P
<i>Momipites quietus</i>	R	A	P/C	P
<i>Monocolpopollenites tranquillus</i>	R	I	I	P
<i>Multiporopollenites maculosus</i>	R	A	C	I
<i>Myricipites/Triatriopollenites rurensis</i>	L	S	P	P
<i>Myrtaceidites</i> aff. <i>parvus</i>	R	A	P	P
<i>Nagyipollis</i> sp. 1	R	I	P	P
<i>Nagyipollis</i> sp. 2	R	I	P	P
<i>Nupharipollis echinatus</i>	L	H	C	A
<i>Nymphaeapollenites</i> sp. 1	L	H	C	U
<i>Nymphaeapollenites</i> sp. 2	L	H	C	U
<i>Nymphaeapollenites</i> sp. 3	L	H	C	U
<i>Nymphaeapollenites</i> sp. 4	L	H	C	U
<i>Nyssapollenites</i> spp.	R	A	C	U
<i>Olaxipollis matthesii</i>	R	A	P	P
<i>Oleoidearumpollenites macroreticulatus</i>	R	S	P	U
<i>Oleoidearumpollenites reticulatus</i>	R	S	P	U
<i>Oligopollis andreas</i>	R	I	I	U
<i>Orapollis potsdamensis</i>	L	H	C	U
<i>Ostryoipollenites</i> spp.	R	A	C	A
<i>Parthenopollenites formosus</i>	R	S	P/C	I
<i>Parthenopollenites marcodurensis</i>	R	S	P/C	U
<i>Parthenopollenites neshobensis</i>	R	S	P/C	U
<i>Pentapollenites</i> spp.	R	I	I	I
<i>Perforitricolpites digitatus</i>	L	H	I	U
<i>Periporopollenites orientalisformis</i>	R	A	C	A
<i>Periporopollenites stigmosus</i>	R	A	C	A
<i>Plantaginacearumpollenites</i> cf. <i>miocaenicus</i>	L	H	I	U
<i>Platanipollis ipelensis</i>	R	A	C	U
<i>Platycaryapollenites anticyclis</i>	R	A	P/C	U
<i>Platycaryapollenites miocaenicus</i>	R	A	P/C	U
<i>Platycaryapollenites platycaryoides</i>	R	A	P/C	U

<i>Plicatopollis hungaricus</i>	R	A	P/C	A
<i>Plicatopollis lunatus</i>	R	A	P/C	I
<i>Plicatopollis plicatus</i>	R	A	P/C	I
<i>Polyadopollenites</i> aff. <i>pflugii</i>	R	A	P	P
<i>Polyatriopollenites stellatus</i>	R	A	C	A
<i>Polycolpites helmstedtensis</i>	R	I	I	P
<i>Polycolpites</i> sp. 1	R	H	C	U
Tipo <i>Polygonum</i>	L	H	C	A
<i>Potamogetonacidites ovalis</i>	L	H	C	U
<i>Pseudospinaepollis pseudospinosus</i>	R	I	P	P
<i>Psilatricolporites</i> cf. <i>operculatus</i>	R	A	P/C	P
<i>Punctilongisulcites punctiechinatus</i>	L	H	I	U
<i>Punctilongisulcites</i> sp. 1	L	H	I	I
<i>Quercoidites microhenrici</i>	R	A	I	U
<i>Quercopollenites granulatus</i>	R	A	C	A
<i>Quercopollenites rubroides</i>	R	A	C	A
<i>Quercopollenites</i> spp.	R	A	C	U
<i>Ranunculaceae</i> gen. et sp. indet.	R	H	C	I
<i>Reevesiapollis reticulatus</i>	R	A	P	P
<i>Reevesiapollis triangulus/arslanensis</i>	R	A	P	P
<i>Retitricolporites</i> cf. <i>irregularis</i>	R	I	P	P
<i>Rhamnaceapollenites triquetrus</i>	R	S	P	U
<i>Rhuspollenites striaticus</i>	R	S	P/C	P
<i>Rhuspollenites</i> sp. 1	R	S	P/C	P
<i>Rosaceae</i> gen. et sp. indet. 1	R	I	I	U
<i>Rosaceae</i> gen. et sp. indet. 2	R	I	I	U
<i>Rutacearumpollenites komloensis</i>	R	S	P	U
<i>Rutacearumpollenites pteleoides</i>	R	S	P	U
<i>Rutacearumpollenites rutaceoides</i>	R	S	P	U
<i>Rutacearumpollenites</i> sp. 1	R	S	P	U
<i>Rutacearumpollenites</i> sp. 2	R	S	P	U
<i>Salixipollenites capreaformis</i>	R	A	C	A
<i>Salixipollenites densibaculatus</i>	R	A	C	A
<i>Sapotaceoidaepollenites abditus</i>	R	I	P	P
<i>Sapotaceoidaepollenites manifestus</i>	R	I	P	P
<i>Sapotaceoidaepollenites obscurus</i>	R	I	P	P
<i>Sapotaceoidaepollenites rotundus</i>	R	I	P	P
<i>Sapotaceoidaepollenites?</i> sp. 1	R	I	P	I
<i>Sapotaceoidaepollenites</i> spp.	R	I	P	P
<i>Scabratricolporites sapiimimus</i>	R	A	P	P
<i>Slovakipollis čechoviči</i>	R	A	P	U
<i>Slovakipollis hippophaëoides</i>	R	A	P	A
<i>Sparganiaceapollenites</i> spp.	L	H	P	U
<i>Spinulaepollis arceuthobioides</i>	R	H	P	U
<i>Stephanocolporites</i> sp. 1	R	I	I	P
<i>Subtriporopollenites anulatus</i> subsp. <i>nanus</i>	R	A	I	U
<i>Subtriporopollenites scissus</i>	R	I	I	
<i>Symplocoipollenites maturus/calauensis</i>	R	S	P/C	P
<i>Symplocoipollenites rarobaculatus</i>	R	S	P/C	P

<i>Symplocoipollenites vestibulum/triangulus</i>	R	S	P/C	P
<i>Tetracentracearumpollenites? minimus</i>	R	I	I	I
<i>Tetracolporopollenites cf. boureaui</i>	R	A	I	P
<i>Toddaliapollenites spp.</i>	R	I	P	P
<i>Tricolpopollenites sp. 1</i>	R	I	I	I
<i>Tricolpopollenites sp. 2</i>	R	I	I	I
<i>Tricolporopollenites crassiexinus</i>	R	S	P	P
<i>Tricolporopollenites cf. deliberatus</i>	R	I	I	I
<i>Tricolporopollenites dolium</i>	R	A	I	U
<i>Tricolporopollenites edmundi</i>	R	S	P	P
<i>Tricolporopollenites fallax/liblarensis/quisqualis</i>	R	S	I	U
<i>Tricolporopollenites indeterminatus</i>	R	S	P/C	U
<i>Tricolporopollenites pseudocingulum</i>	R	A	P/C	U
<i>Tricolporopollenites rosacearum</i>	R	I	I	A
<i>Tricolporopollenites spinus</i>	R	I	I	I
<i>Tricolporopollenites striatoreticulatus</i>	R	I	I	I
<i>Tricolporopollenites vancampoe</i>	R	I	I	P
<i>Tricolporopollenites villensis</i>	R	A	P	P
<i>Tricolporopollenites sp. 1</i>	R	I	I	I
<i>Tricolporopollenites sp. 2</i>	R	I	I	I
<i>Tricolporopollenites sp. 3</i>	R	I	I	I
<i>Tricolporopollenites sp. 4</i>	R	I	I	I
<i>Tricolporopollenites sp. 5</i>	R	I	I	I
<i>Tricolporopollenites sp. 6</i>	R	I	I	I
<i>Triporopollenites coryloides</i>	R	A	C	A
<i>Triporopollenites robustus</i>	R	A	P	I
<i>Triporopollenites urticoides</i>	L	H	C	U
<i>Tubulifloridites macroechinatus</i>	L	H	I	A
<i>Tubulifloridites sp. 1</i>	L	H	I	A
<i>Ulmipollenites maculosus/undulosus</i>	R	A	C	A
<i>Ulmipollenites stillatus</i>	R	A	C	A
<i>Ulmipollenites tricoatus</i>	R	A	C	A
<i>Umbelliferoipollenites cf. tenuis</i>	R	H	C	A
<i>Verrutricolporites irregularis</i>	R	I	I	U
<i>Verrutricolporites theacoides</i>	R	I	I	U
<i>Vitisipollenites tener</i>	R	S	P	U
<i>Vitisipollenites sp. 1</i>	R	S	P	U
<i>Vitisipollenites sp. 2</i>	R	S	P	U
<i>Zelkovaepollenites thiergartii</i>	R	A	C	A

## Glosario de especies

<i>Abiespollenites</i> cf. <i>maximus</i> .....	134	<i>Corrugatisporites multivallatus</i> .....	106
<i>Aceripollenites striatus</i> .....	182	<i>Corrugatisporites</i> sp. 1 .....	107
<i>Aglaoreidia pristina</i> .....	159	<i>Corsinipollenites oculusnoctis</i> .....	176
<i>Alnipollenites metaplasma</i> .....	204	<i>Corsinipollenites parvus</i> .....	176
<i>Alnipollenites verus</i> .....	205	<i>Corylopsispollenites</i> cf. <i>microreticulatus</i> .....	285
<i>Anthocerisporis bohemicus</i> .....	86	<i>Cupanieidites eucalyptoides</i> .....	173
<i>Araliaceipollenites</i> cf. <i>euphorii</i> .....	259	<i>Cupanieidites orthoteichus</i> .....	183
<i>Araliaceipollenites reticuloides</i> .....	260	<i>Cupressacites bockwitzensis</i> .....	130
<i>Arecipites</i> cf. <i>brandisensis</i> .....	149	<i>Cupressacites insulipapillatus</i> .....	131
<i>Arecipites convexus</i> .....	150	<i>Cupuliferoipollenites oviformis</i> .....	213
<i>Arecipites klettwitzensis</i> .....	151	<i>Cycadopites lusaticus</i> .....	127
<i>Arecipites longicollatus</i> .....	160	<i>Cycadopites</i> sp. 1 .....	127
<i>Arecipites minireticulatus</i> .....	151	<i>Cycadopites?</i> sp. ....	128
<i>Arecipites papillosus</i> .....	161	<i>Cyperaceapollis neogenicus</i> .....	154
<i>Arecipites symmetricus</i> .....	161	<i>Cyperaceapollis piriformis</i> .....	155
<i>Baculatisporites nanus</i> .....	110	<i>Cyrillaceapollenites brühlensis</i> .....	235
<i>Baculatisporites ovalis</i> .....	111	<i>Cyrillaceapollenites exactus</i> .....	236
<i>Baculatisporites primarius</i> .....	111	<i>Cyrillaceapollenites megaexactus</i> .....	236
<i>Baculatisporites quintus</i> .....	112	<i>Dicolpopollis kockelii</i> .....	152
<i>Baculatisporites</i> sp. 1 .....	112	<i>Dicolpopollis</i> sp. 1 .....	152
<i>Basopollis periodus</i> .....	263	<i>Dicolporopollenites middendorffii</i> .....	264
<i>Betulaepollenites microexcelsus</i> .....	206	<i>Diospyrospollenites ovalis</i> .....	237
<i>Boehlensipollis</i> cf. <i>hohli</i> .....	263	<i>Disanthus</i> .....	286
<i>Bombacacidites isoreticulatus</i> .....	184	<i>Distachyapites bernheidensis</i> .....	128
<i>Bombacacidites reticulatus</i> .....	183	<i>Distachyapites lusaticus</i> .....	129
<i>Botryococcus braunii</i> .....	84	<i>Distancoraesporis ancoris</i> .....	89
<i>Buxapollis buxoides</i> .....	164	<i>Distverrusporis</i> sp. 1 .....	89
<i>Camarozonosporites</i> cf. <i>minoris</i> .....	95	<i>Distylium</i> .....	287
<i>Camarozonosporites heskemensis</i> .....	94	<i>Droseridites</i> sp. 1 .....	295
<i>Camarozonosporites lusatensis</i> .....	94	<i>Echinatisporis clavatus</i> .....	98
<i>Camarozonosporites semilevis</i> .....	95	<i>Echinatisporis cycloides</i> .....	99
<i>Caprifoliipites sambucoides</i> .....	261	<i>Echinatisporis miocenicus</i> .....	99
<i>Carpinipites carpinoides</i> .....	207	<i>Echinatisporis</i> sp. 1 .....	100
<i>Caryapollenites eograxis</i> .....	217	<i>Echinatosporis</i> sp. 2 .....	100
<i>Caryapollenites simplex</i> .....	218	<i>Embolanthera</i> .....	288
<i>Cathayapollis potonie</i> .....	135	<i>Emmapollis major</i> .....	144
<i>Cathayapollis scheuringii</i> .....	135	<i>Emmapollis</i> sp. 1 .....	145
<i>Cedripites</i> cf. <i>lusaticus</i> .....	136	<i>Entophlyctis</i> sp. 1 .....	77
<i>Celtipollenites</i> cf. <i>intrastructurus</i> .....	195	<i>Ericipites callidus</i> .....	238
<i>Celtipollenites</i> cf. <i>komloensis</i> .....	195	<i>Ericipites ericius</i> .....	238
<i>Celtipollenites</i> sp. 1 .....	196	<i>Estructura fúngica tipo 1</i> .....	78
<i>Chenopodipollis multiplex</i> .....	293	<i>Estructura fúngica tipo 2</i> .....	78
<i>Chenopodipollis</i> sp. 1 .....	294	<i>Estructura fúngica tipo 3</i> .....	78
<i>Chenopodipollis</i> sp. 2 .....	294	<i>Estructura fúngica tipo 4</i> .....	79
<i>Cicatricosisporites</i> sp. 1 .....	117	<i>Estructura fúngica tipo 5</i> .....	79
<i>Cistacearumpollenites rotundus</i> .....	187	<i>Estructura fúngica tipo 6</i> .....	79
<i>Compositoipollenites minimus</i> .....	248	<i>Estructura indeterminada</i> .....	296
<i>Compositoipollenites rhizophorus</i> .....	248	<i>Eucommiapollis</i> aff. <i>minor</i> .....	249
<i>Concavisporites hungaricus</i> .....	104	<i>Eucommiapollis</i> sp. 1 .....	250
<i>Concavisporites minimus</i> .....	104	<i>Favoisporis trifavus</i> .....	118
<i>Concavisporites rugulatus</i> .....	104	<i>Fraxinipollis</i> aff. <i>oblatus</i> .....	252
<i>Cornaceaepollis</i> sp. 1 .....	232	<i>Gelasinicysta vangeelii</i> .....	80
<i>Cornaceaepollis</i> sp. 2 .....	232	<i>Gothanipollis gothanii</i> .....	290



<i>Gothanipollis loranthoides</i> .....	290	<i>Myricipites coryphaeus</i> .....	228
<i>Gothanipollis raerius</i> .....	291	<i>Myricipites microcoryphaeus</i> .....	229
<i>Gothanipollis</i> sp. 1 .....	291	<i>Myricipites myricoides</i> .....	230
<i>Graminidites</i> cf. <i>bambusoides</i> .....	156	<i>Myricipites peregriniformis</i> .....	230
<i>Graminidites crassiglobosus</i> .....	156	<i>Myrtaceidites</i> aff. <i>parvus</i> .....	175
<i>Graminidites pseudogramineus</i> .....	156	<i>Nagyipollis</i> sp. 1 .....	165
<i>Graminidites</i> sp. 1 .....	157	<i>Nagyipollis</i> sp. 2 .....	165
<i>Hamulatisporis rarus</i> .....	96	<i>Neogenisporis crassicus</i> .....	105
<i>Hydrosporis levis</i> .....	119	<i>Neogenisporis</i> fsp. 2 en Krutzsch 1962 .....	106
<i>Ilexpollenites iliacus</i> .....	255	<i>Nupharipollis echinatus</i> .....	140
<i>Ilexpollenites margaritatus</i> .....	256	<i>Nymphaeapollenites</i> sp. 1 .....	141
<i>Ilexpollenites propinquus</i> .....	256	<i>Nymphaeapollenites</i> sp. 2 .....	142
<i>Inaperturopollenites concedipites</i> .....	132	<i>Nymphaeapollenites</i> sp. 3 .....	143
<i>Inaperturopollenites dubius</i> .....	132	<i>Nymphaeapollenites</i> sp. 4 .....	143
<i>Inaperturopollenites verrupapillatus</i> .....	133	<i>Nyssapollenites accesorius</i> .....	233
<i>Interpollis</i> cf. <i>supplingensis</i> .....	265	<i>Nyssapollenites contortus</i> .....	234
<i>Interporopollenites elector</i> .....	265	<i>Nyssapollenites pseudocruciatus</i> .....	234
<i>Intratrisporopollenites polonicus</i> .....	185	<i>Olaxipollis matthesii</i> .....	292
<i>Inundatisporis</i> cf. <i>granulus</i> .....	97	<i>Oleoidearumpollenites macroreticulatus</i> .....	253
<i>Laevigatosporites gracilis</i> .....	119	<i>Oleoidearumpollenites reticulatus</i> .....	253
<i>Laevigatosporites haardti</i> .....	120	<i>Oligopollis andreas</i> .....	267
<i>Laevigatosporites major</i> .....	120	<i>Ophioglossisporis rotundus</i> .....	109
<i>Leiosfera</i> sp. 1 .....	84	<i>Orapollis potsdamensis</i> .....	146
<i>Leiosfera</i> sp. 2 .....	85	<i>Ostryoipollenites rhenanus</i> .....	208
<i>Leiosfera</i> sp. 3 .....	85	<i>Ostryoipollenites</i> sp. 1 .....	209
<i>Leiotriletes</i> aff. <i>maxoides</i> .....	108	<i>Ostryoipollenites</i> sp. 2 .....	209
<i>Leiotriletes apheles</i> .....	121	<i>Ovoidites elongatus</i> .....	81
<i>Leiotriletes maximus</i> .....	107	<i>Ovoidites ligneolus</i> .....	81
<i>Leiotriletes maxoides</i> .....	108	<i>Ovoidites minoris</i> .....	82
<i>Leiotriletes microlepidoidites</i> .....	102	<i>Ovoidites vangeelii</i> .....	82
<i>Leiotriletes neddenioides</i> .....	121	<i>Parthenopollenites formosus</i> .....	167
<i>Leiotriletes seidewitzensis</i> .....	122	<i>Parthenopollenites marcodurensis</i> .....	168
<i>Leiotriletes wolffii</i> .....	109	<i>Parthenopollenites neshobensis</i> .....	168
<i>Lemna</i> .....	147	<i>Pentapollenites pentangulus</i> .....	268
<i>Liliacidites crassisulcatus</i> .....	162	<i>Pentapollenites regulatius</i> .....	269
<i>Loniceraipollis gallwitzii</i> .....	261	<i>Pentapollenites striatus</i> subsp. <i>parastratus</i> ....	269
<i>Loniceraipollis</i> sp. 1 .....	262	<i>Pentapollenites striatus</i> subsp. <i>striatus</i> .....	270
<i>Lusatisporis</i> cf. <i>punctatus</i> .....	100	<i>Perforitricolpites digitatus</i> .....	251
<i>Lythraceapollenites bavaricus</i> .....	171	<i>Periporopollenites orientalisformis</i> .....	284
<i>Lythraceapollenites decodonensis</i> .....	172	<i>Periporopollenites stigmosus</i> .....	285
<i>Lythraceapollenites striatus</i> .....	172	<i>Piceapollis praemarianus</i> .....	136
<i>Magnoliaepollenites</i> cf. <i>neogenicus</i> .....	145	<i>Pinuspollenites labdacus</i> .....	137
<i>Maytenus</i> .....	191	<i>Plantaginacearumpollenites</i> cf. <i>miocaenicus</i> ..	254
<i>Melastomataceae</i> gen. et sp. indet.....	173	<i>Platanipollis ipelensis</i> .....	163
<i>Meliaceoidites</i> cf. <i>angustiporatus</i> .....	266	<i>Platycaryapollenites anticyclus</i> .....	221
<i>Microfossil</i> sp. 1 .....	296	<i>Platycaryapollenites miocaenicus</i> .....	222
<i>Microfoveolatosporis ellipsoideus</i> .....	117	<i>Platycaryapollenites platycaryoides</i> .....	223
<i>Microfoveolatosporis neogranuloides</i> .....	118	<i>Plicatopollis hungaricus</i> .....	224
<i>Momipites gracilis</i> .....	219	<i>Plicatopollis lunatus</i> .....	225
<i>Momipites punctatus</i> .....	219	<i>Plicatopollis plicatus</i> .....	225
<i>Momipites quietus</i> .....	220	<i>Polyadopollenites</i> aff. <i>pflugii</i> .....	194
<i>Monocolpopollenites tranquillus</i> .....	153	<i>Polyatriopollenites stellatus</i> .....	226
<i>Monoleiotriletes gracilis</i> .....	122	<i>Polycolpites helmstedtensis</i> .....	270
<i>Monoleiotriletes minimus</i> .....	123	<i>Polycolpites</i> sp. 1 .....	252
<i>Multiporopollenites maculosus</i> .....	221	<i>Polygonum</i> .....	295
<i>Myricipites bituitus</i> .....	228	<i>Polypodiaceoisporites lusaticus</i> .....	114

<i>Polypodiaceoisporites marxheimensis</i> .....	123	<i>Subtriporopollenites scissus</i> .....	272
<i>Potamogetonacidites ovalis</i> .....	148	<i>Symplocoipollenites calauensis</i> .....	244
<i>Pseudospinaepollis pseudospinosus</i> .....	166	<i>Symplocoipollenites maturus</i> .....	245
<i>Psilatricolporites</i> cf. <i>operculatus</i> .....	188	<i>Symplocoipollenites rarobaculatus</i> .....	246
<i>Pterospermella</i> sp. ....	85	<i>Symplocoipollenites triangulus</i> .....	246
<i>Punctilongisulcites punctiechinatus</i> .....	147	<i>Symplocoipollenites vestibulum</i> .....	247
<i>Punctilongisulcites</i> sp. 1 .....	148	<i>Tetracentracearumpollenites minimus</i> .....	272
<i>Quercoidites microhenrici</i> .....	211	<i>Tetracolporopollenites</i> cf. <i>boureau</i> .....	273
<i>Quercopollenites granulatus</i> .....	212	<i>Tetracolporopollenites sapotoides</i> .....	243
<i>Quercopollenites rubroides</i> .....	212	<i>Tetraporina</i> spp. ....	83
Ranunculaceae gen. et sp. indet. 1 .....	163	<i>Toddaliapollenites</i> sp. 1 .....	181
<i>Reevesiapollis arslanensis</i> .....	185	<i>Toddaliapollenites typicus</i> .....	181
<i>Reevesiapollis reticulatus</i> .....	186	<i>Toroisporis</i> cf. <i>stuchlikii</i> .....	125
<i>Reevesiapollis triangulus</i> .....	186	<i>Toroisporis pliocaenicus</i> .....	124
<i>Retitricolporites</i> cf. <i>irregularis</i> .....	189	<i>Toroisporis</i> sp. 1 .....	125
<i>Retitriteles</i> cf. <i>pseudoclavatus</i> .....	98	<i>Triatriopollenites rurensis</i> .....	231
<i>Rhamnaceapollenites triquetrus</i> .....	200	<i>Tricolpopollenites</i> sp. 1 .....	274
<i>Rhuspollenites</i> sp. 1 .....	177	<i>Tricolpopollenites</i> sp. 2 .....	275
<i>Rhuspollenites striaticus</i> .....	177	<i>Tricolporopollenites</i> cf. <i>deliberatus</i> .....	276
Rosaceae gen. et sp. indet. 1 .....	197	<i>Tricolporopollenites crassiexinus</i> .....	275
Rosaceae gen. et sp. indet. 2 .....	198	<i>Tricolporopollenites dolium</i> .....	214
<i>Rudolphisporis rudolphi</i> .....	87	<i>Tricolporopollenites edmundi</i> .....	277
<i>Rutacearumpollenites komloensis</i> .....	178	<i>Tricolporopollenites fallax</i> .....	192
<i>Rutacearumpollenites pteleoides</i> .....	179	<i>Tricolporopollenites indeterminatus</i> .....	289
<i>Rutacearumpollenites rutaceoides</i> .....	179	<i>Tricolporopollenites liblarensis</i> .....	193
<i>Rutacearumpollenites</i> sp. 1 .....	180	<i>Tricolporopollenites pseudocingulum</i> .....	278
<i>Rutacearumpollenites</i> sp. 2 .....	180	<i>Tricolporopollenites quisqualis</i> .....	193
<i>Salixipollenites capreaformis</i> .....	190	<i>Tricolporopollenites rosacearum</i> .....	197
<i>Salixipollenites densibaculatus</i> .....	191	<i>Tricolporopollenites</i> sp. 1 .....	280
<i>Sapotaceoidaepollenites abditus</i> .....	239	<i>Tricolporopollenites</i> sp. 2 .....	281
<i>Sapotaceoidaepollenites</i> cf. <i>microellipsus</i> .....	241	<i>Tricolporopollenites</i> sp. 3 .....	281
<i>Sapotaceoidaepollenites manifestus</i> .....	240	<i>Tricolporopollenites</i> sp. 4 .....	282
<i>Sapotaceoidaepollenites obscurus</i> .....	241	<i>Tricolporopollenites</i> sp. 5 .....	282
<i>Sapotaceoidaepollenites rotundus</i> .....	242	<i>Tricolporopollenites</i> sp. 6 .....	282
<i>Sapotaceoidaepollenites?</i> sp. 1 .....	242	<i>Tricolporopollenites spinus</i> .....	279
<i>Saxosporis</i> sp. 1 .....	87	<i>Tricolporopollenites striatoreticulatus</i> .....	279
<i>Scabratricolporites sapiimimus</i> .....	189	<i>Tricolporopollenites vancampoe</i> .....	280
<i>Sciadopityspollenites serratus</i> .....	139	<i>Tricolporopollenites villensis</i> .....	214
<i>Sequoiapollenites</i> sp. ....	133	<i>Triporopollenites coryloides</i> .....	210
<i>Sigmopollis pseudosetarius</i> .....	86	<i>Triporopollenites robustus</i> .....	283
<i>Slovakipollis čechoviči</i> .....	199	<i>Triporopollenites urticoides</i> .....	198
<i>Slovakipollis hippophaëoides</i> .....	199	<i>Trivestibulopollenites betuloides</i> .....	207
<i>Sparganiaceapollenites magnoides</i> .....	158	<i>Tubulifloridites macroechinatus</i> .....	257
<i>Sparganiaceapollenites neogenicus</i> .....	158	<i>Tubulifloridites</i> sp. 1 .....	258
<i>Sparganiaceapollenites polygonalis</i> .....	159	<i>Ulmipollenites maculosus</i> .....	201
<i>Spinulaepollis arceuthobioides</i> .....	292	<i>Ulmipollenites stillatus</i> .....	202
<i>Stephanocolporites</i> sp. 1 .....	271	<i>Ulmipollenites tricostatus</i> .....	202
<i>Stereisporites</i> cf. <i>megastereis</i> .....	91	<i>Ulmipollenites undulosus</i> .....	203
<i>Stereisporites cyclus</i> .....	90	<i>Umbelliferoipollenites</i> cf. <i>tenuis</i> .....	258
<i>Stereisporites gracilioides</i> .....	90	<i>Undulatisporites</i> sp. 3 en Cavagnetto 2002 .....	126
<i>Stereisporites leipischensis</i> .....	91	<i>Undulatisporites structuris</i> .....	125
<i>Stereisporites minor</i> .....	92	<i>Verrucatosporites alienus</i> .....	101
<i>Stereisporites stereoides</i> .....	92	<i>Verrucatosporites bockwitzensis</i> .....	113
<i>Stereisporites welzowensis</i> .....	93	<i>Verrucatosporites favus</i> .....	102
<i>Stigmozygodites</i> spp. ....	82	<i>Verrucatosporites histiopteroides</i> .....	103
<i>Subtriporopollenites anulatus</i> subsp. <i>nanus</i> ....	227	<i>Verrucatosporites irregularis</i> .....	113

<i>Verrucatosporites megabalticus</i> .....	114	<i>Vitispollenites</i> sp. 1 .....	170
<i>Verrucatosporites tenellis</i> .....	126	<i>Vitispollenites</i> sp. 2 .....	170
<i>Verrucingulatisporites granulatus</i> .....	115	<i>Vitispollenites tener</i> .....	169
<i>Verrucingulatisporites</i> sp. 1 .....	116	<i>Zelkovaepollenites thiergartii</i> .....	204
<i>Verrucingulatisporites undulatus</i> .....	115	<i>Zonalapollenites igniculus</i> .....	138
<i>Verrutricolporites irregularis</i> .....	216	<i>Zonalapollenites verrucatus</i> .....	139
<i>Verrutricolporites theacoides</i> .....	216		